FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. NEUNTER BAND

(DER GANZEN REIHE 109. BAND)

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 5 TAFELN UND 230 ABBILDUNGEN IM TEXT

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1917

SHOUT
SHARE
IT

ALLE RECHTE VORBEHALTEN

Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen[1]).

Von **N. Stojanow.**

Mit Tafel I—II und 5 Abbildungen im Text.

Die Frage über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen wurde bis jetzt noch immer nicht nach jeder Seite hin beantwortet, obwohl besonders im Verlaufe des verflossenen Jahrhunderts in dieser Richtung ein lebhaftes Bestreben sich bemerkbar machte. Ungeachtet dessen, ist es auch heute noch eine schwere Aufgabe, die verschiedenen diesbezüglichen Theorien auf ihre Richtigkeit zu prüfen. Die morphologische Bedeutung der Knollen selbst, die bei der Fortpflanzung die Hauptrolle spielen, ist noch nicht vollkommen erklärt. In der Entwicklung dieser Frage unterscheidet man zwei Richtungen, von denen die eine die Ophrydineenknollen als Sproßteile, die andere als veränderte Wurzeln betrachtet.

Von den Vertretern erster Richtung soll zuerst J. Fabre genannt werden, dessen Untersuchungen wir interessante Tatsachen über die Entwicklung und den Bau der Ophrydineen verdanken. Er nimmt die Ophrydineenknollen als Anschwellungen des ersten Internodiums des Sprosses an. Gleiche oder sehr nahe Meinungen wurden auch von Schleiden, Henry, De Clos, Richard und Sprengel ausgesprochen. In neuester Zeit finden wir wieder eine ähnliche Erklärung von M. Schulze, der von Rhizomen der Orchideen spricht, die häufig knollenförmig sein können und in diesem Falle eiförmig bis kugelig, seltener spindelförmig sind oder eine handförmig geteilte Gestalt annehmen.

Mit dieser Erklärung entwickelte sich gleichzeitig auch die entgegengesetzte Theorie, nach welcher die Ophrydineenknollen als veränderte Wurzeln betrachtet werden. Dieser Richtung gehörten an Salisbury, Germain de St. Pierre, Th. Irmisch, De Candolle, Lindley, Adr. de Jussieu, Aug. de St. Hilaire, Regel, Reichenbach und Prillieux. Von allen diesen Forschern hat Th. Irmisch durch seine klassischen Arbeiten über die Orchideen unsere Kenntnisse über diese Pflanzen am meisten bereichert. Th. Irmisch, sowie auch G. de St. Pierre, betrachtet die Ophrydineenknollen als zusammengeschmolzene

1) Die vorliegende Arbeit wurde auf Veranlassung von Herrn Geh. Rat v. Goebel im pflanzenphysiologischen Institut in München 1911—1912 ausgeführt, später im botanischen Institut in Sofia beendigt.

Büschel von Adventivwurzeln. Dagegen nehmen Reichenbach und Prillieux eine Ophrydineenknolle als eine veränderte adventive Wurzel an. E. Prillieux, nachdem er die vorhergehenden Meinungen bestritt, bewies die Wurzelnatur der Knollen, wobei er sich hauptsächlich auf die Anwesenheit der Coleorhiza und der Pilorhiza stützte. Er bestritt auch die Meinung von Th. Irmisch, daß die Ophrydineenknollen ein zusammengeschmolzenes Büschel von Wurzeln darstellen und wies dabei hin auf den wichtigen Umstand, daß die handförmigen Knollen in ihrem frühen Alter ungeteilt und rund sind und daß erst später eine Gabelung der Endteile stattfindet.

In letzter Zeit widmete man bei weitem weniger Arbeiten der Frage über die morphologische Bedeutung der Ophrydineenknollen. Es scheint, daß nur wenige die Entstehung dieser Knollen aus Wurzeln bezweifeln. Über ihren Bau und ihre Entwicklungsweise ist man jedenfalls noch nicht übereingekommen. Die Gefäßbündel, welche die Knollen durchlaufen, werden heute nicht als einfache Bündel, sondern als zahlreiche Zentralzylinder (nach Van Tieghem als Stelen) betrachtet. Als maßgebend gilt die von dem kompetenten Th. Irmisch schon lange aufgestellte Meinung, daß die Ophrydineenknollen zusammengeschmolzene Büschel von Adventivwurzeln darstellen. Diese Ansicht gewann um so mehr Boden, als sie auch von dem verstorbenen Van Tieghem geteilt wurde. Die Bildung der Ophrydineenknollen geschieht nach ihm auf diese Weise, daß „plusieurs racines monostéliques, mis côté á côté en des points très voisins de la tige fusionnent leur écorce, de manière á produire une grosse racine, en apparence unique et polystelique".

Van Tieghem's Meinung erfreute sich einer fast allgemeinen Verbreitung und fand sogar in Lehrbücher Eintritt[1]). So sprechen G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuch der Botanik folgende Meinung aus: während des ersten Jahres bildet die Pflanze eine Knospe, welche ihrerseits statt einer Wurzel eine Knolle bildet, welche nur einen Zentralzylinder enthält; so ist es der Fall auch mit allen folgenden Knollen. Man soll eine Orchisknolle als einen durch Verbindung mehrerer miteinander mittels ihrer Rinde verwachsener Adventivwurzeln gebildeten Organ betrachten. „D'ailleurs (schließen die Autoren), dans certains éspèces d'Orchis le tubercule se ramifie á son éxtremité par suite de la separation des racines qui constituent le tubercule." Daher soll die erste Knolle einer jungen Orchispflanze als einzelne Adventivwurzel be-

1) Gegen sie erklärte sich Goebel, Organographie der Pflanze, 2. Aufl., pag. 104.

trachtet werden; nicht aber alle folgenden Knollen, welche durch die Verbindung einer Anzahl von Wurzeln gebildet sein sollen. Die handförmigen Ophrydineenknollen muß man dieser Meinung nach für primäre (noch nicht vollkommen zusammengeschmolzene) betrachten und die ungeteilten (beispielweise die von Orchis Morio u. a.) für sekundäre, welche die Spuren der ursprünglichen Wurzeln schon verloren haben.

Diese Meinung teilt auch M. Bernard, der die Knollenentwicklung der Ophrydineen sehr aufmerksam verfolgt hat (5). Van Tieghem's Meinung steht aber mit der E. Pfitzer's in Widerspruch. Nach E. Pfitzer „kombiniert sich für das nächste Jahr die angelegte und in ihm zum Blütenstand auswachsende Stammknospe sehr frühzeitig mit einer fleischigen, gerade darunter stehenden Adventivwurzel — das letzte gilt für die kugeligen oder handförmig zerteilten Knollen unserer Ophrydineae“ (26).

Im Widerspruch mit Van Tieghem's Meinung steht auch die E. Capeder's; er hält die Ophrydineenknolle für ein Gebilde, das mit einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist. Im Gegensatz zu Van Tieghems's Meinung hält er die ungeteilten und einen Vegetationspunkt besitzenden Knollen von Orchis Morio für primäre; komplizierter und von späterem Ursprung sollen die handförmigen Knollen sein, bei denen die Verzweigung durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in der Epidermis entsteht. Auch F. White ist mit Van Tieghem's Erklärung nicht einverstanden. Er hat die Wurzeln und Knollen mancher Vertreter der Gattung Habenaria und Orchis speetabilis anatomisch aufs genaueste durchstudiert und ist zu einem Schluß gekommen, der mit Capeder's Meinung übereinstimmt. Er hat in den Wurzeln und Knollen verschiedener Arten die Zerteilung und Vereinigung der Stelen gefunden. „There are two types of root anatomy in the terrestial Orchidaceae“, resumiert er seine Beobachtungen: „the monostelic and the polystelic, in Van Tieghem's sense of the terms. In reference of the latter the term „conecrescence“ is inapplicable.“

Auf diese Weise wurde nicht nur Van Tieghem's Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen, sondern auch seine Definition der Polystelie, als einer Erscheinung, welche nur dem Stengel und keinesteils der Wurzel eigen sein soll, einer Kritik unterzogen.

Zur Aufklärung dieser Frage habe ich die Lösung dreier Aufgaben für wichtig gehalten:

1. Bei unseren einheimischen Arten womöglichst genau den anatomischen Bau der Knollen zu untersuchen und zu ergründen, wie die Stelen die Ophrydineenknolle durchlaufen, ferner die Beziehungen der

Stelen zueinander zu erforschen, d. h. darüber Klarheit zu bringen, ob bei manchen Adventivwurzeln Konkreszenz vorkommt, oder ob von einer Teilung des Zentralzylinders die Rede sein kann;

2. zu untersuchen, auf welche Weise sich die junge Ophrydeenknolle jedes Jahr entwickelt, da man durch die Ergründung dieser Entwicklung auf besonders wichtige Tatsachen zur Erklärung ihres Ursprungs stoßen kann;

3. die Entwicklung der jungen Ophrydineen und die erste Knollenbildung zu verfolgen, mit Rücksicht auf die wichtige Bedeutung, welche die Organe des Keimlings für die Erklärung der Genesis haben.

Diese drei Fragen wurden bis jetzt nur sehr wenig besprochen.

Die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida.

Außer der am öftesten vorkommenden Ophrydineenknolle mit kugeliger oder handförmig geteilter Form, findet man zuweilen auch tief geteilte Knollen, so daß sie ihrem äußeren Habitus nach einem Büschel gewöhnlicher Adventivwurzeln ganz ähnlich sehen. Man könnte glauben, daß wir hier einen Fall haben, wo die Knollen zu ihrem ursprünglichen Zustande zurückgekehrt sind und die einzelnen adventiven Wurzeln unverbunden blieben. Solche Fälle sind am öftesten bei Gymnadenia albida, etwas seltener bei G. conopsea u. a. Zwei solche Exemplare von Gymnadenia albida wurden mir von Herrn Geheimrat v. Goebel zur Untersuchung übergeben und dienten mir als erstes Objekt meiner Beobachtungen.

Ihre Knollen waren bis zum Grunde in eine Anzahl verhältnismäßig dicker, doch vollkommen wurzelähnlicher Teile getrennt, deren Durchmesser an der dicksten Stelle 3—4 mm betrug, während er bei gewöhnlichen Adventivwurzeln derselben Pflanzen nur bis 1—1½ mm erlangt. Von der Vermutung ausgehend, daß diese Knollenteile die voneinander getrennten knollenbildenden Wurzeln darstellen, habe ich den Zweck verfolgt, den Verlauf der Gefäßelemente in den Knollen und ihr Eintreten in die Knospenbasis zu ermitteln.

Tatsächlich zeigen die Querschnitte in einer Entfernung 2—3 cm von der Basis ein Bild ganz ähnlich mit jenem einer Adventivwurzel. Außen liegt eine mit Wurzelhaaren versehene Epidermis, dann folgt eine mehrschichtige und den größten Teil des Durchmessers einnehmende Rinde und in der Mitte liegt ein klar gezeichneter und verhältnismäßig kleiner Zentralzylinder (oder die „Stele“ nach Van Tieghem's Terminologie). Diese Stele ist stets von einer einschichtigen Endodermis mit verdickten Radialwänden umringt.

Die Anordnung der Elemente in der Stele ist nur annähernd radial. (Die Ursachen dieser Undeutlichkeit werden weiter unten erklärt werden.)

Wenn man aber etwas näher der Knollenbasis einen Querschnitt macht, so verändert sich das Bild gänzlich: da findet man schon nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen. Eine jede ist von ihrer eigenen Endodermis umringt und liegt frei in dem stärkehaltigen Gewebe der Rinde. Es wird nun klar, daß jeder solcher Knollenteil keine einfach konstruierte Adventivwurzel ist, sondern ein kompliziertes Organ, das an seiner Basis mehrere Stelen enthält, dessen Endteil dagegen einfach monostelisch und einer Adventivwurzel vollkommen ähnlich ist.

Verfolgen wir nun, was mit den ursprünglichen drei bis vier Stelen geschieht, die in ein Knollenteil eintreten, und auf welche Weise von ihnen endlich nur eine bleibt. Eine kontinuierliche Reihe von Schnitten der Knollenlänge nach zeigt, wie sich zwei zuerst ganz freie und voneinander getrennte Stelen allmählich nähern (Taf. I, Fig. 1 und 2). Es kommt ein Moment, in welchem sich die Endodermen der beiden Stelen berühren und das ganze Bild eine achtförmige Gestalt erhält (Taf. I, Fig. 3). In dem nächsten Moment ist die Endodermis zwischen den beiden Stelen schon offen und ihre inneren Elemente sind zusammengeschmolzen, wobei die Figur eine biskuitähnliche (Taf. I, Fig. 4) Form erhält. In den folgenden Querschnitten haben die zusammengeschmolzenen Stelen schon eine gewöhnliche ovale Form und nur die Anordnung ihrer inneren Elemente bleibt noch eine Weile die ursprüngliche, d. h. man kann noch die jeder einzelnen Stele gehörenden Elemente voneinander unterscheiden (Taf. I, Fig. 5). Weiter aber ordnen sich auch diese Elemente in einer gewöhnlichen, beinahe radialen Art an und die zusammengeschmolzene Stele unterscheidet sich dann durch nichts von einer jeden anderen (Taf. I, Fig. 6). Später nähert sich eine neue Stele auf dieselbe Weise den schon zusammen geschmolzenen, um sich mit ihnen zu vereinigen. Auf diese Weise verschmelzen alle Stelen eines Knollenteils eine nach der anderen, allmählich in eine gemeinsame, welche weiter unverändert bis zum Ende dieses Knollenteils bleibt.

Wenn wir eine kontinuierliche Reihe von Schnitten von der Mitte des Knollenteils nach der Knospenbasis herstellen, so finden wir, daß sich die Stelen wieder einander nähern, einige von ihnen sogar zusammenkommen. Sie verschwinden aber gleich in einer Verflechtung von Gefäßbündeln, welche sich an der Stengel- (resp. Knospen-)basis befindet. Gleichzeitig verschwindet auch die in den Wurzeln und Knollen so deutlich entwickelte Endodermis und statt ihrer kommt ein mehrschichtiger Ring mechanischen Gewebes vor, der auch überall in dem

Stengel auftritt und scheinbar dem Pericykel entspricht. Dasselbe Bild ist beinahe gleich für alle Knollenteile; zwischen den Stelen verschiedener Teile ist aber kein Zusammenhang zu konstatieren und jede von ihnen scheint selbständig von der gemeinsamen Verflechtung an der Knollenbasis hervorzutreten.

Während die erste Beobachtung bezüglich des Zusammenfließens der Stelen der Van Tieghem'schen Erklärung über den Bau der Ophrydineenknollen widerspricht, scheint die zweite oben erwähnte seine Meinung über das Entstehen der Knollen aus einem Büschel Adventivwurzeln zu bestätigen.

Gewöhnliche handförmig geteilte Knollen.

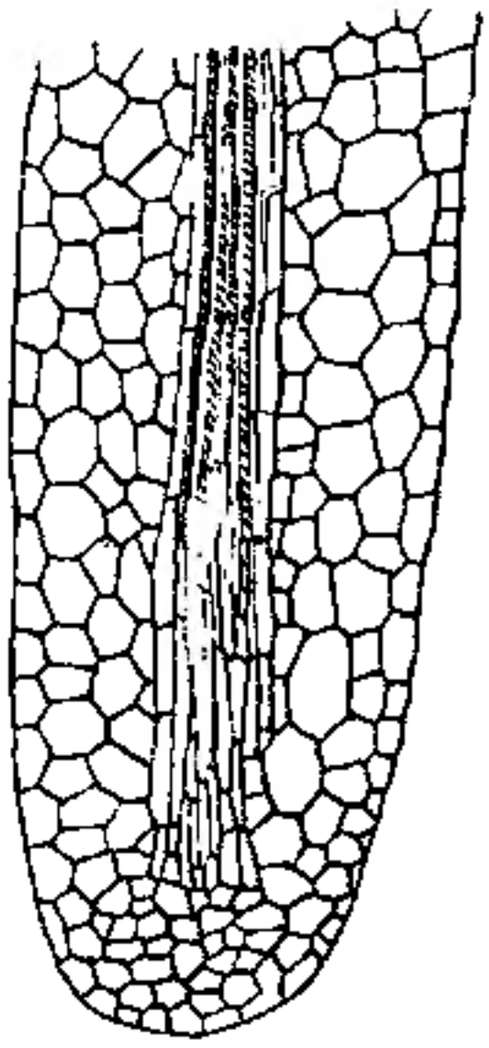
Nachdem wir uns überzeugten, daß uns der Bau der bis an den Grund geteilten Knollen keinen Aufschluß über die uns interessierende Frage gibt, gehen wir auf die gewöhnlichen Knollen derselben Pflanzen über.

Es wurden von mir folgende Arten mit handförmig geteilten Knollen untersucht: Gymnadenia albida, G. Frivaldskyana, G. conopsea und G. odoratissima, Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. sambucina, O. pseudosambucina, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia, von denen die einen aus Bayern, die anderen aus Bulgarien stammten.

Das Resultat der Untersuchungen war in allen Fällen das gleiche. Von der Knospen- bzw. Stengelbasis, wo sich die oben erwähnte Verflechtung der Gefäßbündel befindet, tritt eine gewisse Zahl von Stelen hervor. Die Knolle durchlaufend, zerspalten sich eine Anzahl dieser Stelen; einige andere dagegen fließen miteinander zusammen, so daß in der Nähe der Stelle, wo sich die Knolle spaltet, sie Zahl der Stelen nur wenig verändert ist. Danach werden die Stelen unter den handförmigen Verzweigungen der Knolle verteilt, so sie daß in eine Verzweigung ein bis acht Stelen eintreten. Ihr weiterer Verlauf in diesen Verzweigungen unterscheidet sich in nichts von dem oben beschriebenen Fall der bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida, d. h. die Stelen schmelzen ällmählich zusammen, so daß endlich nur eine gemeinsame Stele bleibt und der untere Teil einer Verzweigung monostelisch und einer Wurzel ganz ähnlich ist. Dieses Zusammenschmelzen geschieht in einigen Fällen sehr bald, gleich nach dem Eintreten in die Verzweigung, in anderen Fällen laufen einige Stelen in der Verzweigung eine Strecke weit parallel, fließen schließlich doch unbedingt ineinander und bilden eine gemeinsame Stele.

In einer ganz jungen Knolle endigt eine solche Verzweigung mit einer Wurzelhaube, in den älteren dagegen ist von dieser Haube keine Spur mehr zu finden und die Stele endigt in kleinen dünnwandigen Zellen, welche die Spitze der Verzweigung erfüllen (Textfig. 1).

Die Knollen, so wie auch ihre Verzweigungen sind auf ihrer Oberfläche mit Wurzelhaaren versehen, deren Zahl jedoch bedeutend kleiner ist als auf den Wurzeln selbst.



Textfig. 1. Das Ende einer Verzweigung der Knolle von Orchis latifolia.

Kurz gesagt, wir finden in den handförmig zerteilten Knollen, daß hier eine Anzahl von Stelen selbständig aus der Stengelbasis hervortreten, in den Verzweigungen der Knollen verteilt werden und dann in diesen Verzweigungen zusammenschmelzen, so daß jede Verzweigung anihrem Ende nur eine Stele hat.

Im Vergleiche mit dem, was wir über die bis an den Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida gesagt haben, muß hier der Umstand hervorgehoben werden, daß alle Stelen einer handförmigen Knolle aus der Stengelbasis ganz gleichmäßig heraustreten und zueinander in ganz gleichen Beziehungen stehen, unabhängig davon, ob sie weiter in eine und dieselbe Verzweigung eintreten und miteinander zusammenfließen, oder unter verschiedenen Verzweigungen verteilt werden und voneinander getrennt bleiben.

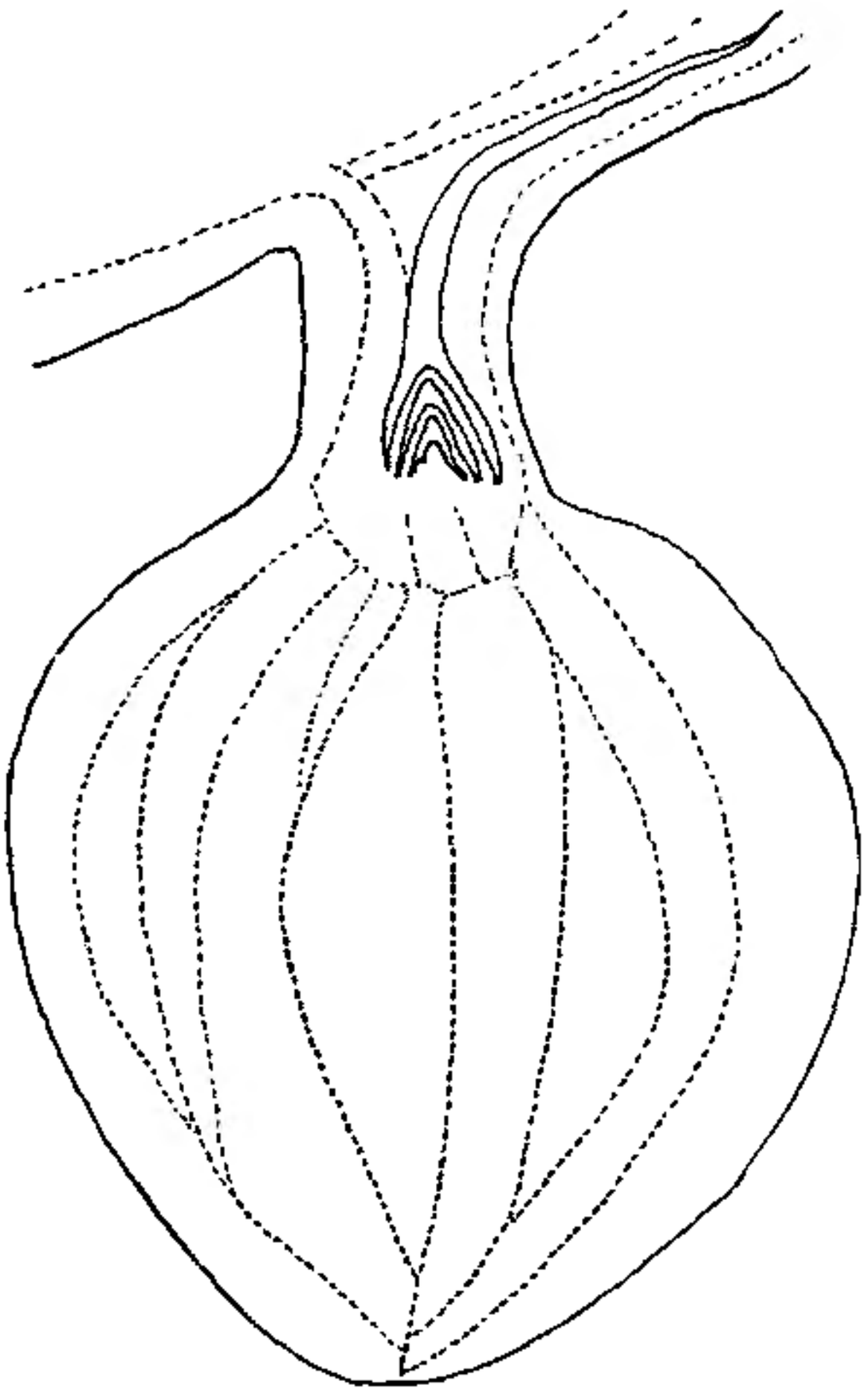
Die weitere Lösung der uns interessierenden Frage müssen wir in den ungeteilten Ophrydineenknollen suchen.

Ungeteilte kugelige Ophrydineenknollen.

Es wurden Knollen folgender Arten untersucht: Orchis Morio, O. ustulata, O. tridentata, O. militaris, O. fusca, O. simia, O. mascula, O. coriophora, O. scolopax, O. provincialis, Ophrys muscifera. O. Bertolinii, O. longicornis, Serapias lingua, Anacamptis pyramidalis und Herminium monorchis, von denen auch einige aus Bayern, andere aus Bulgarien und der Provence stammten. In allen untersuchten Fällen war die Anordnung der Stelen in ihren Hauptzügen gleich.

In dem oberen Teile der Knolle, d. h. an der Stengelbasis, befindet sich eine Verflechtung der Gefäßbündel. Aus dieser Verflechtung treten

alle Stelen selbständig und beinahe gleichmäßig aus. Etwas weiter unten von der Austrittstelle wird diese Zahl durch die Teilung einiger Stelen ein wenig vergrößert. Dann fängt sie etwas weiter wegen des Zusammenfließender Stelen ziemlich rasch an, sich zu vermindern. Je mehr sie sich der Knollenspitze nähern, desto mehr verkleinert sich die Zahl der Stelen durch Zusammenschmelzen. bis endlich in einer kleinen Entfernung von der Spitze alle Stelen miteinander zusammengeschmolzen sind. Die nunmehr gemeinsame Stele setzt gewöhnlich den ganz kurzen Weg bis zur Knollenspitze, d. h. bis zum ehemaligen Vegetationspunkte, fort.



Textfig. 2. Anordnung der Stelen in einer Knolle von Orchis Morio.

Ich muß dabei bemerken, daß für diese Beobachtungen nur vollkommen entwickelte, am besten vorjährige Knollen dienen, in welchen die Gefäßbündel gut entwickelt sind und das Parenchym infolge des Verbrauchs der Stärke verhältnismäßig durchsichtig geworden ist. Dieses Zusammenschmelzen der Stelen kann man jedoch nicht immer gleich deutlich beobachten. Am besten ist es in noch nicht zu alten Pflanzen[1]), in denen die Zahl der Stelen kleiner ist. Am besten habe ich diesen Zusammengang der Stelen bei Orchis globosa, O. scolopax, Ophrys Bertolonii und Anacamptis pyramidalis beobachtet. In vielen anderen Fällen bleibt dagegen die gemeinsame Stele undeutlich, weil sie die Differenzierung ihrer Elemente nicht vollendet hat. Besonders oft findet dieser Fall statt, wenn die Zahl der Stelen verhältnismäßig groß ist, z. B. bis 80 in alten Exemplaren von Orchis militaris, O. Simia und O. fusca oder bis 100 Stelen in alten Individuen von O. pallens. In diesem Falle bilden die Stelen in der Knolle ein dichtes

1) Pflanzen, nicht Knollen!

Büschel; bei ihrem Lauf durch die Knolle kann man fast keine Spaltung der Stelen bemerken und nur in dem unteren Teile der Knolle fangen sie rasch an zusammenzuschmelzen. Endlich bleiben alle nichtzusammengeschmolzenen Stelen mit der Richtung zum Vegetationspunkte, ohne daß dabei ein vollkommenes Zusammenschmelzen und eine gemeinsame Fortsetzung entsteht.

Die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen kann sehr leicht mit Hilfe einer Reihe von Querschnitten verfolgt werden. Ein sehr deutliches Bild der Stelenanordnung habe ich immer bei folgenden Präparationen gekommen. Eine alte (vorjährige) Knolle ihrer ganzen Länge nach halbiert, habe ich in einer schwachen Lösung von Schwefelsäure 24—48 Stunden lang gehalten, dann ungefähr 12 Stunden entwässert, später 24—48 Stunden lang in Alkohol gehalten (um die Luftblasen zu entfernen) und endlich wieder mit Wasser ausgewaschen und in Glyzerin übertragen. Nach einer solchen Behandlung wird das Knolleninnere so durchsichtig, daß man mit bloßem Auge die Zerteilung und das Zusammenschmelzen der Stelen ganz deutlich beobachten kann. Besonders günstig für diese Beobachtungen sind solche alte Knollen, in welchen die Epidermis leicht zu entfernen ist. Solche Knollen werden nach der beschriebenen Präparierung besonders durchsichtig und stellen ein ganz deutliches Bild dar.

In den nach dieser Methode präparierten Knollen ist die Gelegenheit geboten, noch eine Erscheinung zu beobachten, und zwar, daß die Verzweigung und das Zusammenlaufen der Stelen immer symmetrisch ist, d. h. daß jede Verzweigung und jeder Zusammengang zweier Stelen auf einer Seite der Hauptachse von einer Verzweigung oder einem Zusammenhang von Stelen in einer anderen Fläche begleitet ist.

Die Zerspaltung und das Zusammenlaufen ein und derselben Stele findet am öftesten bei Stelen mit zentraler Lage statt. Eine solche ungeteilte Knolle mit symmetrisch sich teilenden und dann wieder zusammenschmelzenden Stelen kann man am wenigsten für ein Büschel konkreszierender Adventivwurzeln halten. Das Entstehen einer solchen Knolle von einem ursprünglich einfachen Organe durch seine Komplizierung ist zweifellos.

Spindelförmige Knollen von Platanthera bifolia.

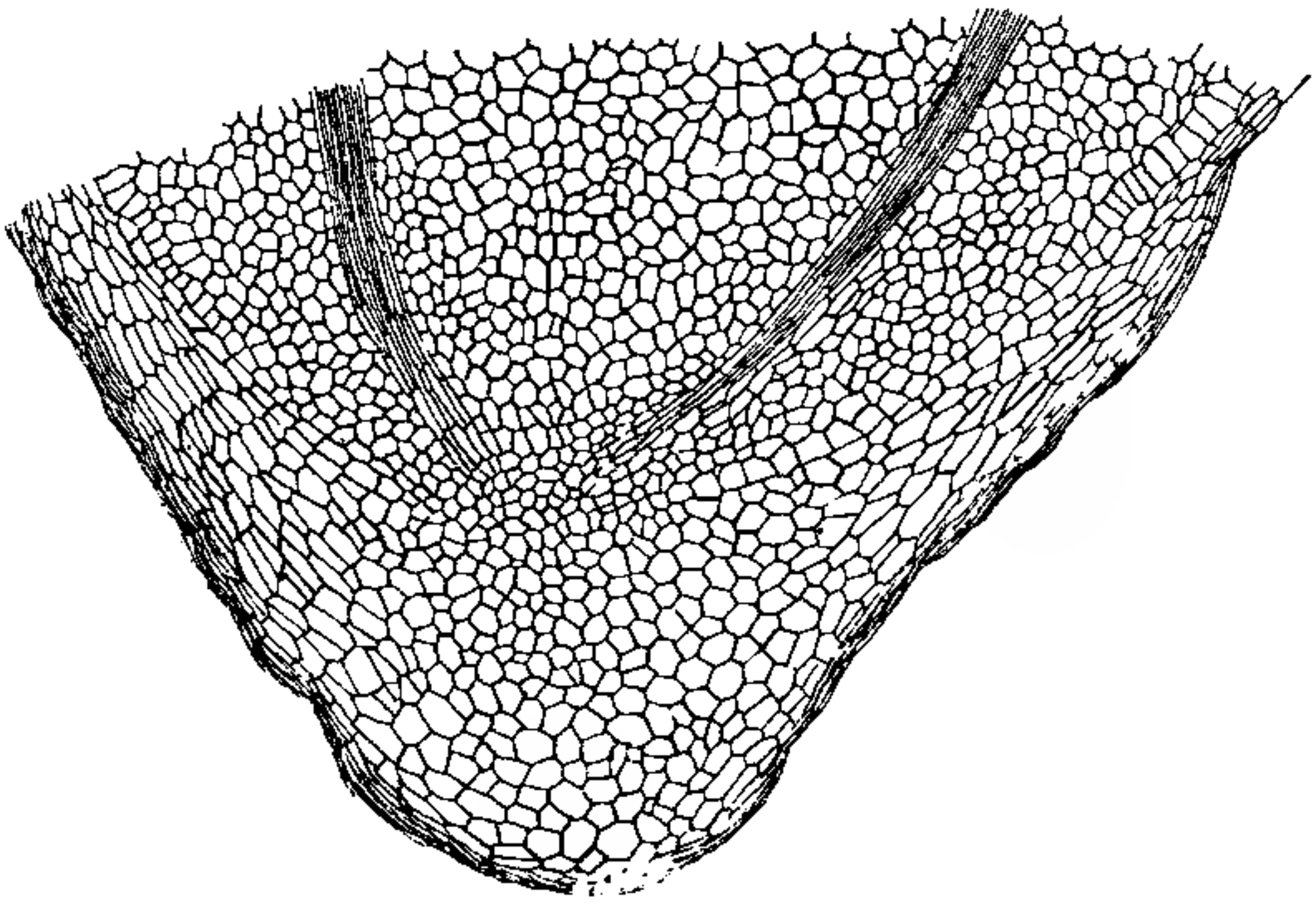
Man findet oft bei Platanthera bifolia Knollen mit spindelartiger Form, die mit einer Fortsetzung 10—15 cm lang endigen. Die Untersuchung solcher Knollen zeigt eine gewisse Verschiedenheit von den oben beschriebenen. In den meisten Fällen treten die Gefäßbündel-

elemente nicht in Form einzelner Stelen aus der Knollenbasis hervor, sondern in einer gemeinsamen Masse, welche in einen Kreis angeordnet und von einem Endodermisring von wurzeliger Struktur umhüllt ist. Die Anordnung der Holz- und Bastelemente in diesem gemeinsamen Zylinder ist ein Übergang zwischen der radialen und der konzentrischen. In dem nächsten Moment zerteilt aber sich dieser gemeinsame Zylinder in eine Anzahl von Stelen (bis 22 in den beobachteten Fällen), welche die gewöhnliche Struktur der Ophrydineenknollen haben und von denen eine jede ihre eigene Endodermis besitzt. Die Zahl der Stelen vergrößert sich noch etwas durch die Spaltung einiger von ihnen und verkleinert sich dann wieder wegen ihres Zusammenschmelzens. In der wurzelförmigen Verlängerung dieser Knollen laufen noch einige Stelen eine Strecke lang (bis 10 cm) miteinander parallel, doch fließen sie endlich alle zusammen, bis nur eine gemeinsame Stele bleibt, mit welcher die Knolle endigt. Die Zerteilung und das Zusammenfließen mehrerer Stelen gleichzeitig ist in diesen Knollen besonders deutlich. Wir haben in diesen Knollen einen fast typischen Fall der Polystelie, wo sich ein gemeinsamer Zylinder (obwohl von ihm nur noch Spuren geblieben sind) in eine gewisse Zahl von Stelen teilt, welche weiter wieder zusammenkommen. Diese Struktur bestätigt das, was wir oben bei den ungeteilten Knollen beobachtet haben und es wird noch klarer, daß diese Knollen polystelische Organe darstellen und nicht durch eine Konkreszenz der Wurzeln gebildet sind, sondern durch eine innere Komplizierung eines ursprünglichen Organs. Was die handförmigen Knollen betrifft, so können wir nach den erwachsenen Knollen noch nicht beurteilen, ob sie polystelische Organe sind oder eine Konkreszenz von Wurzeln darstellen. Zweifellos polystelisch sind einzelne Verzweigungen der Knolle, in welchen das Zusammenfließen der Stelen stattfindet; doch weil jede dieser Stelen einzeln aus der Stengelbasis hervortritt und unter ihnen kein Zusammenhang wahrzunehmen ist, so bleibt die Frage noch offen. Um sie zu lösen ist es notwendig, die Entwicklung dieser Knollen zu verfolgen.

Entwicklung der ungeteilten Knollen.

Der Längsschnitt einer ganz jungen Ophrydineenknolle unterscheidet sich nur sehr wenig von einem solchen einer ganz jungen Adventivwurzel. Außer den Wurzelhaaren und einer typischen Wurzelhaube, welche schon von Prillieux im Jahre 1865 beobachtet wurde, hat sie auch eine stark entwickelte primäre Rinde. Der Bau des Zentralzylinders unterscheidet sich nicht im geringsten von dem einer Wurzel, nur die Zahl der Stelen beschränkt sich nicht auf eine, sondern ist größer. Wenn

der Schnitt genau durch die Knollenhauptachse führt, so ist es leicht zu bemerken, daß sich alle Stelen, die sich im Schnitte befinden, an der Knollenspitze in einem Punkte unmittelbar unter der Haube sammeln. In diesem Punkte ist es möglich, eine Gruppe von Initialzellen zu beobachten, aus denen sich die Stelen und die anderen Elemente der Knollen entwickeln (Textfig. 3). Diese Initialzellen sind undeutlich differenziert, wie es doch überhaupt der Fall mit den Orchideenwurzeln ist[1]); jedenfalls ist es ganz deutlich, daß alle Stelen einer Knolle von einem gemeinsamen Vegetationspunkte ihren Anfang nehmen. Dieser Vegetationspunkt ent-



Textfig. 3. Längsschnitt durch den Vegetationspunkt einer jungen Knolle von Platanthera viridis

wickelt schon anfangs seiner Tätigkeit nicht nur eine, sondern mehrere Stelen; beim weiteren Wachstum der Knolle fährt er fort, dieselbe Zahl der Stelen zu bilden. Es ist ein Zentralzylinder, der sich gleich bei seiner Bildung in eine Anzahl von Stelen zerteilt. In einer ganz jungen Knolle sind die Stelen schwach differenziert und unterscheiden sich von dem sie umgebenden parenchymatischen Gewebe nur durch ihre schmalen, der Länge nach laufenden Zellen. Mit dem Entwickeln der Knolle werden die Stelen immer deutlicher differenziert und in einer erwachsenen, besonders in einer vorjährigen Knolle sind sie vollkommen entwickelt.

1) Van Tieghem et Douliot, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes. Ann. de sc. nat., Serie 9, Vol. VIII, pag. 334.

Es ist von Bedeutung hier zu bemerken, daß die Zahl der Stelen in einer Knolle von den Momenten ihrer Bildung bis zu ihrer vollkommenen Entwicklung eine beständige bleibt. Diese Zahl vergrößert sich etwas durch die Spaltung einiger von ihnen, doch kommt die Spaltung nur in wenigen Stelen und nicht in jeder Knolle vor; außerdem schmelzen gewöhnlich die gespaltenen Stelen bald wieder zusammen (nur selten mit einer anderen Stele). Keine neuen Stelen werden in der Parenchym einer jungen Knolle angelegt. Nach einer gewissen Entwicklungsperiode fängt der Vegetationspunkt an, die Zahl der von ihm produzierten Stelen zu vermindern, während er einige zuerst voneinander getrennte Stelen zusammenschmelzen läßt. Das geschieht dadurch. daß die Initialzellen sich etwas langsamer zu teilen beginnen und dabei auch weniger parenchymatische Zellen entwickeln. Auf diese Weise werden alle Stelen in einer vollkommen entwickelten Knolle allmählich zusammengeschmolzen. Zu derselben Zeit verringern die Initialzellen ihre Tätigkeit und die Wurzelhaube fällt ab. Die Knolle nimmt eine ovale Form an und nicht nur, daß sie die konische Form ihrer Spitze verliert, sondern diese wird zuweilen sogar etwas eingeschnitten (wie es z. B. bei den meisten Ophrys-Arten der Fall ist).

Wie oben erwähnt wurde, ist in einigen Fällen, besonders wenn die Zahl der Stelen relativ groß ist, das Zusammenschmelzen der Stelen nicht vollendet und alle Stelen kommen an einem Punkte zusammen, ohne ineinander zu schmelzen.

Alles oben Beschriebene betrifft die kugeligen Knollen, sowie auch die spindelgörmigen Knollen von Platanthera bifolia.

Bei gewissen ungünstigen Verhältnissen können auch die Knollen anderer Ophrydineen statt ihrer gewöhnlichen kugeligen Form eine spindelförmige annehmen. Einen solchen Fall habe ich bei Exemplaren von Ophrys spec beobachtet, welche im November 1913 nächst Belowo (in Ostrumelien) gesammelt wurden. Die jungen Knollen dieser Pflanzen befanden sich erst im Anfang ihrer Entwicklung. Im Leitungswasser, bei Zimmertemperatur kultiviert, entwickelten diese Pflanzen bald ihre jungen Knollen weiter. Diese Knollen bekamen jedoch eine ganz eigentümliche Gestalt, wobei sie dünn, lang und wurzelähnlich blieben. Sie waren beinahe doppelt so lang als die alten Knollen, welche die gewöhnliche, am Ende etwas eingeschnittene Form hatten; ihe Durchmesser war dagegen halb so groß als der der alten Knollen. Von den sechs gesammelten Exemplaren haben zwei dieselbe Erscheinung gezeigt, bei den anderen zweien war diese Erscheinung nur etwas weniger klar ausgedruckt.

Entwicklung der handförmigen Ophrydineenknollen.

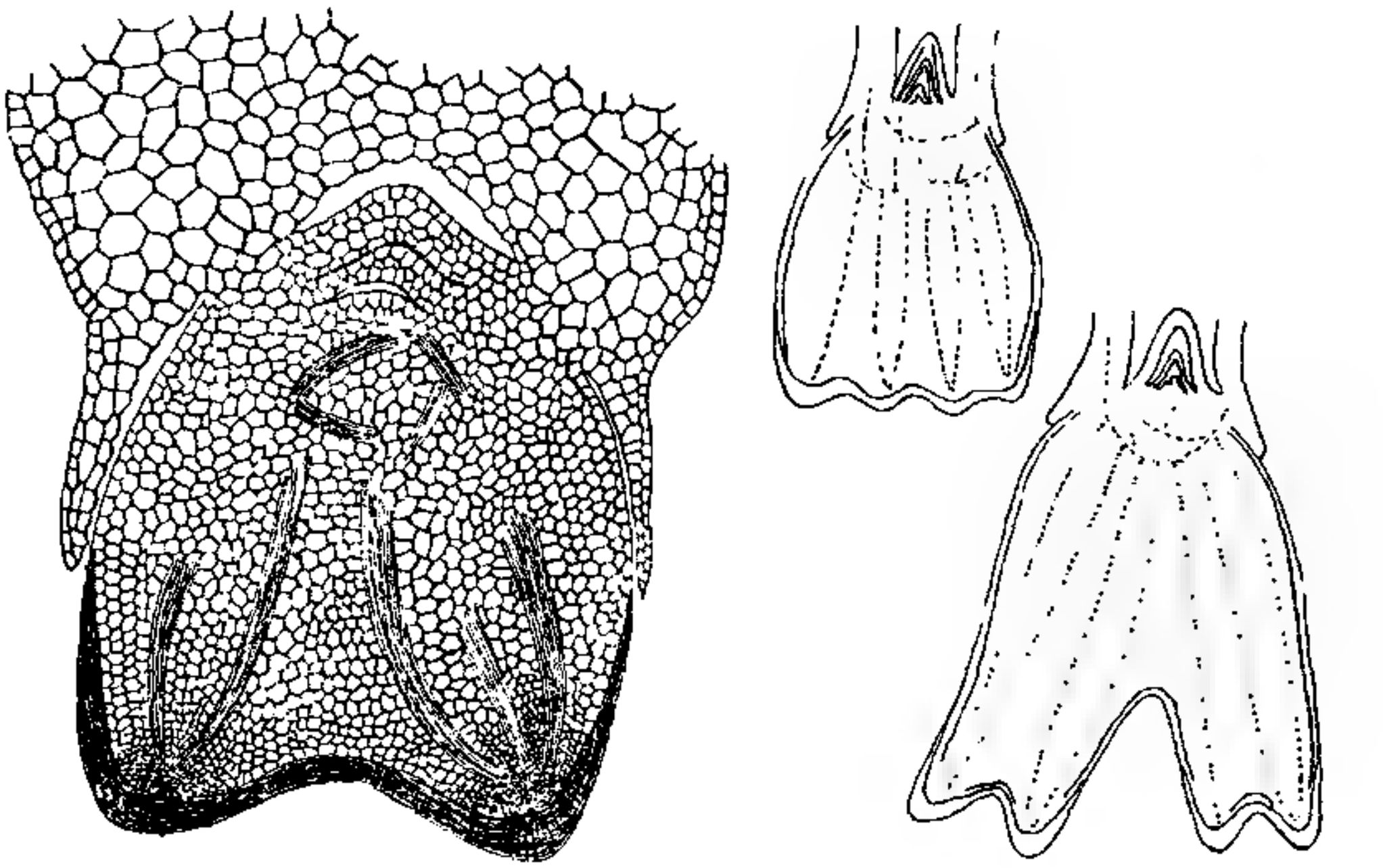
Die handförmigen Ophrydineenknollen haben am meisten das Auffassen dieser Knollen als ursprünglich einfacher Organe erschwert. Ihre äußere Gestalt selbst ist die Ursache, daß man sie als ein Büschel an ihrer Basis zusammengewachsener Wurzeln auffassen konnte. Dieser erste Eindruck wird noch mehr dadurch befestigt, daß mehrere Stelen eine Knolle durchziehen und alls selbständig aus ihrer Basis auslaufen. Infolgedessen haben so kompetente Forscher, wie Th. Irmisch und Van Tieghem sie als konkreszierende Wurzelbüschel betrachtet. Sie ließen dabei folgende zwei wichtige Umstände außer Betracht: 1. daß die Zahl der aus der Knollenbasis hervortretenden Stelen jener der Knollenverzweigungen nicht entspricht, denn die Stelen schmelzen allmählich zusammen, ehe sie die wurzelähnlichen Verzweigungsspitzen erreichen, und 2. daß die Entwicklungsgeschichte der Knolle mit einer solchen Auffassung nicht stimmt.

Schon Prillieux (31) wies, seine Meinung über den Ursprung der Knollen von einer Adventivwurzel erklärend, nach, daß die handförmigen Knollen von Orchis maculata und O. latifolia im frühen Alter eine einfache Form haben, ganz ähnlich jener der kugeligen ungeteilten Knollen, und daß sich ihre untere Spitze erst später teilt.

Die Beobachtungen, welche ich über Entwicklung der Knollen bei Orchis maculata, O. latifolia, O. cordigera, O. sambucina Nigritella angustifolia, Coeloglossum viride, Gymnadenia conopsea und G. albida gemacht habe, sprechen auch für eine allmähliche Komplizierung in ihrem Bau, nicht aber für Konkreszenz mehrerer Organe.

Die junge Knolle wird mitten im Meristemalgewebe in der Achsel eines Grundblattes (gewöhnlich des dritten, vierten oder fünften) unmittelbar unter der dort befindlichen Knospe angelegt. Sie wird durch die Tätigkeit einer Gruppe Initialzellen gebildet, welche nach außen die Zellen der Haube und nach innen die Elemente der Epidermis, der Rinde und des Zylinders bilden. Diese Initialzellen bilden anfänglich einen einzigen Vegetationspunkt, der gleichzeitig mehrere Stelen bildet, ganz ähnlich, wie es in den ungeteilten Knollen der Fall ist. Sehr oft durchbohrt die junge Knolle das umliegende Gewebe und tritt in Form eines kugeligen, weißlichen und mit Wurzelhaaren versehenen Körpers heraus. Sie wächst eine gewisse Zeit weiter, indem sie ihre kugelige Form beibehält und erreicht zuweilen einen Durchmesser von 4 —5 mm.

Ein Längsschnitt durch eine Knolle in diesem Entwicklungsstadium zeigt, daß sie mehrere Stelen enthält, welche noch schwach ausgebildet sind, die Knolle bogenförmig durchlaufen und im Vegetationspunkte zusammenkommen. In diesem Alter ist weder Teilung, noch Zusammenschmelzen von Stelen wahrzunehmen. Bald aber verändert sich das Bild: es tritt die Teilung des Vegetationspunktes ein und nun sehen wir in einem Längsschnitt zwei nebeneinander liegende Vegetationspunkte, von denen jeder mehrere Stelen ausbildet. Die Knollenhaube bleibt dabei noch ungeteilt und deckt zugleich beide Vegetationspunkte. Mit der weiteren Tätigkeit der Initialzellen trennen sich die beiden Vegetationspunkte allmählich voneinander, so daß die Knollenspitze in diesem Moment, von außen gesehen, etwas gegabelt aussieht (Textfig. 4). Es



Textfig. 4. Die Teilung des Vegetationspunktes in einer jungen Knolle von Orchis incarnata.

geschieht oft, daß der ersten Teilung des Vegetationspunktes gleich eine zweite solche der beiden neuen Vegetationspunkte folgt; oder diese zweite Teilung geschieht etwas später, so daß die ersten zwei Vegetationspunkte der Initialzellentätigkeit wegen schon voneinander getrennt sind und die Knollenhaube dementsprechend geteilt ist. Von diesen verschiedenen Variationen der Teilung hängt die Zahl und die Anordnung der Knollenverzweigungen ab. In anderen Fällen aber geschieht diese Teilung des Vegetationspunktes, wenn die Knolle noch ganz jung ist, d. h. ehe sie die Epidermis durchbohrt hat, wie es z. B. besonders oft bei Gymnadenia beobachtet wurde.

Diese Teilung des Vegetationspunktes geschieht nicht immer gleich deutlich; oft sieht man die wurzelähnlichen Knollenverzweigungen sich nicht an der Spitze, sondern an der Seite bilden. Das geschieht öfters bei Gymnadenia, besonders bei G. albida mit tief geteilten Knollen. Dieser Umstand hat wahrscheinlich Capeder Anlaß gegeben zu behaupten, daß die Teilung der handförmigen Knollen durch die Bildung neuer Vegetationspunkte in ihrer Epidermis geschieht (16).

Die oben erwähnten Beobachtungen stehen mit dieser Meinung in Widerspruch. Nach ihnen haben wir in diesem Falle ausschließlich die Teilung eines ursprünglichen Vegetationspunktes und keine Bildung von neuen. Nur in einigen Fällen fangen die vom Vegetationspunkt getrennten Initialzellen gleich ihre Tätigkeit an und da haben wir die gewöhnliche Teilung des ursprünglichen Vegetationspunktes. In anderen Fällen aber bleiben sie eine Zeit lang untätig und da der Vegetationspunkt in dieser Zeit weiter wächst, verschiebt er sie seitwärts, ehe sie sich zu teilen beginnen.

Im Widerspruch mit Capeder's Meinung steht auch der Umstand, daß solche seitliche Knollenverzweigungen gewöhnliche Stelen enthalten, welche mit den übrigen ganz gleich aus der Stengelbasis heraustreten. Doch wie oben erwähnt, ist die Zahl der Stelen in einer Knolle von Anfang an bestimmt und es findet später keine neue Bildung von Stelen statt; umgekehrt werden die schon vorhandenen Stelen unter den Knollenverzweigungen verteilt. Wenn dabei auch eine Spaltung einzelner Stelen stattfindet, so schmelzen sie doch stets in einer und derselben Knollenverzweigung zusammen und gehen nie in zwei verschiedene Verzweigungen über. Alles, was über die handförmigen Knollen gesagt ist, gilt auch für die bis zum Grund geteilten von Gymnadenia albida. Die zwei Knollenarten werden wie einfache Körper mit einem Vegetationspunkt angelegt. Bei ihrer weiteren Entwicklung aber genügt ein gewöhnlicher Zentralzylinder nicht, um die sich rasch verdickenden Knollen mit Wasser zu verscrgen und infolgedessen fangen die Initialzellen gleichzeitig mehrere Stelen zu bilden an. Die Verzweigung der Knollen vergrößert ihre mit Wurzelhaaren versehene Oberfläche und erleichtert ihre Nahrung.

Ich halte die Meinung, welche ehemals von H. Schacht und E. Prillieux über den Knollenbau aufgestellt wurde, für ganz richtig: „Ces racines", sagt der letzte Autor, „se divisent par leur éxtrémité en un nombre plus ou moins grand de lobes on de digitations, par suite d'une partition qui s'y produit normalement" (31).

Es muß hier auch bemerkt werden, daß die jungen Pflanzen derselben Art keine handförmigen, sodern einfache ungeteilte Knollen haben, wie ich es z. B. bei jungen Individuen von Gymnadenia conopsea, Orchis maculata und O, sambucina oft beobachtet habe. Bei der letzten Art bleiben zuweilen auch die Knollen erwachsener Individuen ungeteilt und spindelförmig. Einige sekundäre Erscheinungen bekräftigen diese Erklärung noch mehr.

Entwicklung der Knollen bei ruhenden Knospen.

Wenn die junge, für das nächste Jahr gebildete Knolle irgendeiner Ursache wegen zugrunde geht, so kann die Ophrydineenpflanze statt ihrer eine neue Knolle zu entwickeln und zwar aus einer ruhenden Knospe, welche in den Achseln der Grundblätter stets vorhanden sind. Diese Tätigkeit der Ophrydineen ist schon seit langem gut bekannt. Im Jahre 1856 hat Regel das Mittel gezeigt, womit man aus den ruhenden Knospen neue Knollen zur Entwicklung bringen kann. Diese Erscheinung ist auch von Reichenbach bei Orchis Morio, Ophrys bombylifera und Serapias lingua beobachtet worden. Germain de St. Pierre hat sie bei Orchis galeata, O. Simia und Loroglossum hircinum und E. Prillieux bei Herminium monorchis beobachtet.

Ich habe die Gelegenheit gehabt, diese Erscheinung in der Natur bei Platanthera bifolia und Gymnadenia conopsea zu beobachten. In beiden Pflanzen konnte ich diese Erscheinung auch künstlich hervorrufen, außerdem auch in Orchis Morio, O. ustulata, O. latifolia, O. cordigera, O. incarnata, O. maculata, O. sambucina, Herminium monorchis, Platanthera chlorantha, Coeloglossum viride, Gymnadenia albida und Nigritella angustifolia.

In der Natur wird der Fall von Bildung sekundärer Knollen nur dann stattfinden, wenn die primäre junge Knolle aus irgendeiner Ursache stark verletzt wird oder gänzlich zugrunde geht. In solchen Fällen entwickeln sich gewöhnlich in den Achseln der unten liegenden Blätter neue Knollen, so daß wir statt einer jungen Knolle mehrere solche finden. (Ich habe bis sechs solche junge Knollen gleichzeitig auf einer Pflanze von Gymnadenia conopsea gefunden.)

Künstlich bekam ich diese Resultate[1]) bei einer Reihe von Versuchen, die unternommen wurden, um die Entwicklung der Knollen bei

---

1) Vgl die analogen Versuche von Goebel an Aconitum Napellus (Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXIII (1902), pag. 429). Goebel hat auch (a. a. O. pag. 430) Versuche mit Erdorchideen beschrieben, die

verschiedenen Ophrydineen-Arten zu verfolgen. Diese Versuche wurden zu verschiedener Zeit und auf verschiedenen Nährboden unternommen und gaben in allen Fällen merkwürdig gleiche Resultate. Die ersten Versuche wurden in einem Gewächshause des botanischen Instituts der Universität München angestellt. 11 Exemplare von Orchis latifolia, sieben von O. ustulata und fünf von O. Morio wurden in Töpfe, die mit Erde von der Fundstelle gefüllt waren, gesetzt. Die jungen Knollen aller dieser Pflanzen wurden mitsamt ihren Knospen abgeschnitten. Die Versuche wurden in dem Monate April 1912 angestellt und nach 3 Monaten, Ende Juli, hatten die meisten Pflanzen schon neue junge Knollen in den Achseln ihrer Niederblätter gebildet. Die einen hatten nur eine neue Knolle gebildet, die anderen zwei bis drei. Es ist dabei interessant, daß bei einem Exmplar von O. Morio, welches während dieser Zeit ganz verfault war, die junge Knolle sich ganz normal entwickelt hat und ganz lebensfähig aussah[1]).

Von den neugebildeten Knollen von Orchis latifolia hatten die einen ihre gewöhnliche handartige Form, einige andere aber, statt sich handförmig zu entwickeln, blieben ungeteilt und spindelförmig, sehr ähnlich einer etwas verdickten Adventivwurzel (Textfig. 5). In einigen Fällen befanden sich die beiden Knollenarten (die handförmigen und die ungeteilten) an ein und derselben Pflanze. Diese abnormen Knollen erinnern ziemlich stark an die gewöhnlichen Knollen von Plathantera bifolia, d. h. sie haben mehrere Stelen, welche allmählich zusammenlaufen und einen gemeinsamen Vegetationspunkt haben.

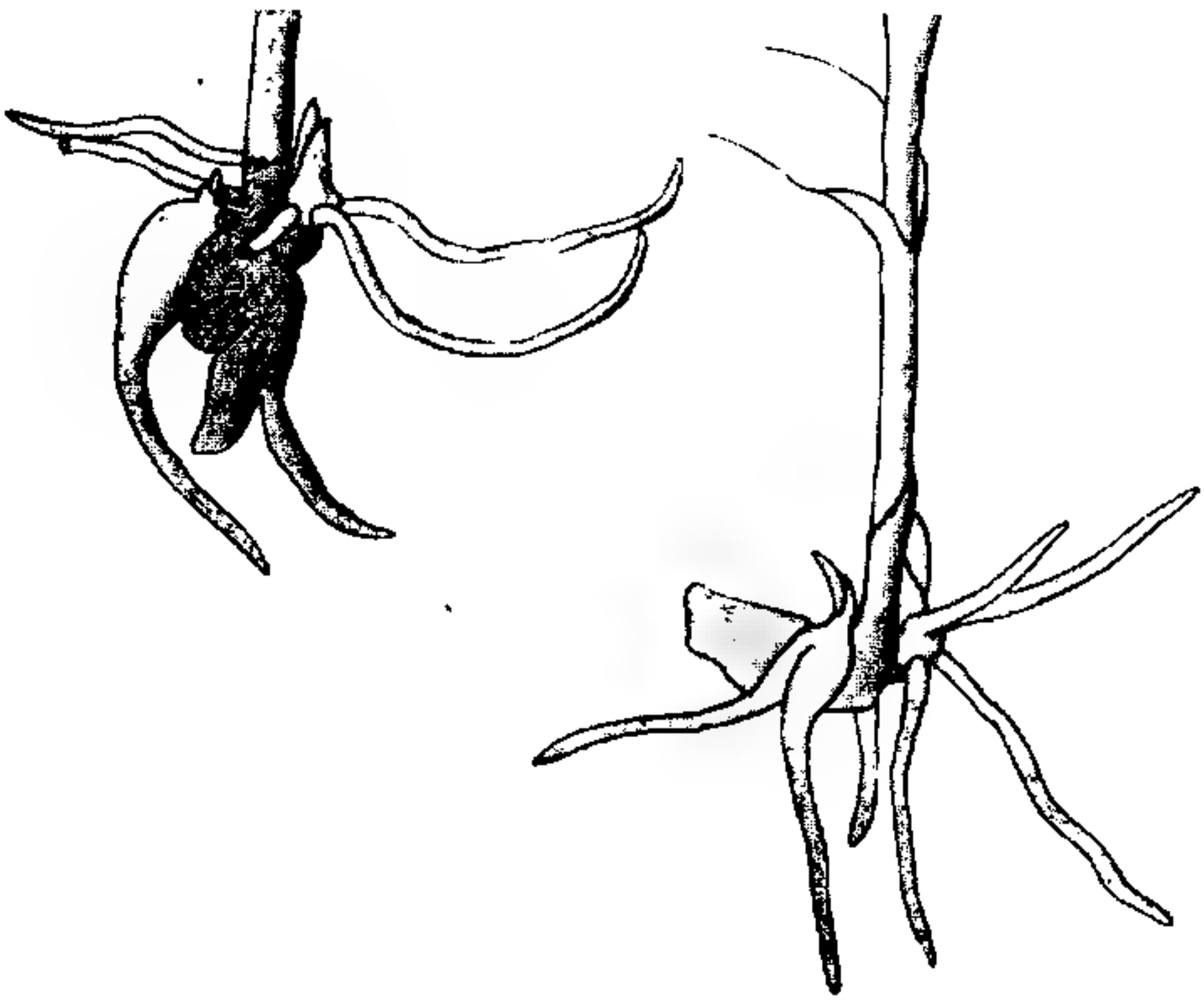
Noch lehrreicher waren die Versuche mit Wasserkulturen, welche Möglichkeit gaben, den ganzen Entwicklungsgang zu verfolgen. In Nährlösungen geht die Orchideenkultur ziemlich schwierig, weil diese Pflanzen mit Schimmel leicht infiziert werden. Am besten gedeihen diese Kulturen in reinem destillierten Wasser, während die Nahrung für die Pflanzen den Reservestoffen der alten Knollen entnommen werden.

Juni 1912 wurden sieben Exemplare von Gymnadenia conopsea, zwei Exemplare von Orchis maculata und zwei Exemplare von Herminium monorchis in destilliertes Wasser gesetzt, während ihnen die Blütenstände, die jungen Knollen mit ihrer Knospe und alle Adventivwurzeln abgeschnitten wurden. Die alte Knolle wurde in Wasser getaucht, die Stengelbasis über dem Wasser befestigt und alle unter-

zeigen, daß die Knollenbildung an sonst ruhenden Vegetationspunkten herbeigeführt werden kann.

2) Einen solchen Fall habe ich auch in der Natur auf einem Exemplare von Gymnadenia conopsea beobachtet.

irdischen Teile der Pflanzen vor Licht geschützt. Nach einem Monat haben die sieben Pflanzen neue Knollen entwickelt, welche bei den ersten zwei Pflanzen teilweise auch einfach und spindelförmig waren, wie es oben für O. latifolia beschrieben ist. Dieselben Versuche wurden im Sommer 1914 im botanischen Institut der Universität Sofia wiederholt. In Töpfen mit Erde wurden fünf Exemplare von Orchis sambucina und sieben Exemplare von O. cordigera gesetzt, deren junge Knollen samt Knospen abgeschnitte n wurden. Andere zwei Exemplare von Orchis cordigera, acht Exemplare von Gymnadenia conopsea, drei Exemplare von Coeloglossum viride und zwei Exemplare von



Textfig. 5. Sekundäre Knollen von Orchis latifolia.

Nigritella angustifolia wurden in destilliertem Wasser angestellt, nachdem sie derselben Operation unterworfen wurden. Das Resultat war in allen Fällen das gleiche. Die Entwicklung neuer Knollen begann bei verschiedenen Pflanzen nach verschiedener Zeit: am frühesten bei Gymnadenia conopsea (nach einer Dauer von 15—20 Tagen), dann bei Coeloglossum viride (nach 20 Tagen), bei O. sambucina und O. cordigera (in die Erde gepflanzt), ungefähr nach 25 Tagen; am spätesten bei Gymnadenia albida, O. macedonica (im Wasser) und Nigritella angustifolia (mehr als nach einem Monate). In einem Falle bei (Nigritella) hatte die neue Knolle eine typische wurzelartige Form. In ihr war nur ein Zentralzylinder vorhanden, der jedoch an seinem

Basalteil im Querschnitt nicht rund, sondern verlängert oval war, was gewöhnlich bei den Knollen vor der Teilung oder gleich nach dem Zusammenschmelzen ihrer Stelen der Fall ist. Andere neue Knollen stellten die mannigfaltigsten Übergangsformen zu den gewöhnlichen Platantheraähnlichen vor. Manche hatten andererseits die für diese Pflanzen normale handartige Form.

Die Beobachtung über ihre Entwicklung zeigen in den drei Fällen keinen besonderen Unterschied. Die Knolle erscheint stets an der Basis einer ruhenden Knospe als ein rundlicher Körper, der sich endogen entwickelt hat und dann die außerhalb liegenden Gewebe durchreißt. Eine Zeitlang entwickelt sich dieser Körper weiter, immer oval bleibend, später aber beginnt in einigen Knollen eine normale Teilung des Vegetationspunktes und sie nehmen infolgedessen eine handartig geteilte Form an, bei anderen aber findet eine solche Teilung nicht statt und die junge Knolle bleibt ungeteilt, bis sie endlich die eigentümliche spindelige Form annimmt.

Ähnliche ungeteilte, spindelförmige Knollen hatte ich Gelegenheit, auch in der Natur bei den oben erwähnten Exemplaren von Gymnadenia conopsea zu beobachten. Wenn die Pflanze genügend genährt ist, wie es in der Natur der Fall ist, entwickelt sie gewöhnlich zur gleichen Zeit mehrere Knollen, indem sie alle in den Achseln der Niederblätter vorhandenen Knospen ausnützt. Bei der Kultur in destilliertem Wasser und folglich bei einer ärmlichen Nahrung benützt die Pflanze nur eine ihrer ruhenden Knospen, und infolgedessen kann der Versuch auf die Weise erneuert werden, daß die neugebildete Knolle entfernt und dadurch die Entwicklung einer folgenden hervorgerufen wird. Bei Gymnadenia conopsea erhielt ich auf diese Weise nacheinander drei junge Knollen.

In zwei Fällen (an einem Exemplar von Orchis cordigera und einem von Nigritella angustifolia) habe ich die Erscheinung beobachtet, welche zuerst von J. Fabre beschrieben wurde und welcher N. Bernard eine besondere Bedeutung zuschreibt. Es waren nämlich die ruhenden Knospen dieser Pflanzen als kurze Zweige entwickelt. Die alten Knollen und alle Wurzeln waren in diesen Fällen verfault und infolgedessen waren die Pflanzen von der symbiotischen Rhizoctonia frei. Diese Beobachtung entspricht der von N. Bernard gegebenen Erklärung über den Zusammenhang zwischen der Knollenbildung und dem Vorhandensein des Pilzes.

Diese Versuche, sowie die Beobachtungen über den normalen Entwicklungsgang der Ophrydineenknollen bekräftigen die Erklärung, daß

die Knollen ursprünglich als einfache Organe erscheinen; bei dem folgenden raschen Wachstum in die Breite, wo die Vergrößerung der Knollenoberfläche, welche stets mit Wurzelhaaren versehen ist, nötig wird, teilt sich die Knolle handförmig durch die Teilung ihres Vegetationspunktes. Wenn aber die Nahrung zu spärlich ist, wie es der Fall bei den oben erwähnten Versuchen war, ist eine ähnliche Teilung nicht notwendig, und die Knolle kann ihre ursprüngliche einfache Form behalten.

Wenn die Knolle nicht gänzlich weggeschnitten wird, d. h. nicht samt ihrer Knospe, sondern letztere gelassen wird und man nur den fleischigen Unterteil entfernt, so enthielt man andere Resultate. In solchen Fällen geht die Knospe nicht zugrunde, sondern beginnt nach einer gewissen Zeit, nachdem ihre Wunde geheilt oder getrocknet ist, einen Büschel Adventivwurzeln an ihrer Basis zu bilden. Solche Resultate bekam ich bei allen meinen Versuchen, um eine Regeneration der jungen Knolle hervorzurufen, welche ich mit Orchis latifolia, O. maculata, O. Morio, Gymnadenia conopsea, G. albida, Coeloglossum viride und Nigritella angustifolia unternommen habe. Während mir in keinem Falle eine Regeneration, sondern nur eine Heilung oder Trocknung der geschnittenen Stelle gelang, bekam ich statt dieser in allen Fällen eine massenhafte Bildung von Adventivwurzeln.

Es muß hierbei bemerkt werden, daß alle diese Wurzeln vollkommen normal und dünn waren. Nur in einem Fall bei Gymnadenia conopsea sahen sie etwas geschwollen aus und schienen einen Übergang zur gewöhnlichen Knollenform darzustellen.

Diese Erscheinung ist mit der Adventivwurzelnatur der Knolle vollkommen erklärbar. Nach ihrem Wegschneiden ersetzt sie die junge Knospe durch neue Adventivwurzeln. Dabei begünstigt die reiche für die Knolle bestimmte Nahrung die Bildung mehrerer normaler Wurzeln gleichzeitig[1]).

Der wahre morphologische Charakter der Ophrydineenknolle und ihr Ursprung wird uns nur dann klar werden, nachdem wir die erste Bildung dieses Organs an einem jungen Individuum von den Ophrydineen beobachtet haben, d. h. an einer Pflanze, die erst aus dem Samen keimt und ihre Organe zu bilden beginnt. Die Organe einer solchen jungen Pflanze werden ihrem ursprünglichen Zustand am nächsten stehen.

1) Vgl. Goebel, a. a. O. pag. 109 betr. Aconitum.

Keimpflanzen der Ophrydineen.

Orchideenkeimpflanzen wurden zuerst von Salisbury (35) gefunden und beschrieben, der eine Beschreibung und Zeichnung junger Pflanzen von Orchis Morio und Limodorum abortivum gegeben hat. Seitdem wurden Keimpflanzen von Orchideen mehrere Male beschrieben. Unter diesen Beschreibungen soll die von Irmisch an erster Stelle erwähnt werden, weil seine Beschreibung der Entwicklung von Orchis militaris (23) besonders ausführlich und genau ist. Außerdem wurde die Entwicklung der Orchideen auch von anderen Autoren beschrieben. So beschreibt H. Schacht die Entwicklung von Orchis maculata (36), J. Fabre die von Ophrys apifera (19). Beschreibungen dieser Art wurden auch von J. Beer, E. Prillieux, Goebel, Treub, N. Bernard und H. Burgeff gemacht. Zeichnungen von Orchideenkeimpflanzen finden wir auch anderswo, z. B. in dem Lehrbuche von G. Bonnier et L. de Sablon. Jedoch am ausführlichsten ist die Entwicklung der Ophrydineen von Irmisch und Fabre beschrieben.

Die Samen aller Orchideen haben, wie bekannt, eine äußerst reduzierte Organisation, da ihre netzartige Schale nur einen undifferenzierten eiförmigen Keimling und keine Reservestoffe enthalten. Wir wissen jetzt durch N. Bernard's und H. Burgeff's Untersuchungen, daß ihre Keimung nur nach dem Infizieren von der mit der Pflanze in Symbiose lebenden Rhizoctonia stattfindet. Die saprophytische, undifferenzierte, kreiselförmige chlorophyllose und mit Wurzelhaaren versehene Keimpflanze wurde dank ihrer Ähnlichkeit mit dem von Bruchmann entdeckten Protokorm der Lycopodiaceen, von N. Bernard mit demselben Namen „Protocorm" bezeichnet, welchen Namen wir fernerhin auch beibehalten wollen[1]).

Eine Anzahl von Protocormen verschiedener Ophrydineen-Arten wurden von mir in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht. Diese Keimpflanzen habe ich in verschiedenen Gegenden Bayerns und auch Bulgariens gesammelt, so daß ich annehmen kann, daß diese Keimpflanzen in der Natur nicht so selten sind, wie man es nach der geringen Zahl von Beschreibungen dieser Art vielleicht annehmen könnte. Ihr holosaprophytisches Leben scheint in manchen Fällen ein mehrjähriges zu sein. Die Struktur und Entwicklungsgeschichte dieser Keimpflanzen ist in verschiedenen Pflanzenarten nicht dieselbe und unterscheidet sich

1) Vgl. dagegen die Kritik Goebel's in Biolog. Zentralbl., XXXV (1915), pag. 218.

bei manchen Arten ziemlich viel von dem bis jetzt bekannten und von J. Fabre und T. Irmisch beschriebenen Entwicklungsweise.

Entwicklung von Orchis Morio

Keimpflanzen von Orchis Morio wurden von mir in einer Sumpfwiese nahe Karlsfeld bei München im Frühling 1912 gefunden. Sie lagen 3—5 cm tief in dem Boden unter den gruppenweise wachsenden erwachsenen Pflanzen derselben Art. Nach ihrem Alter geordnet, konnten sie mir ein vollkommenes Bild ihrer Entwicklung geben, von dem Zustand eines fast mikroskopischen chlorophyllosen Protocormes anfangend, bis zu den ganz erwachsenen blühenden Individuen. Im ganzen wurden 21 junge Pflanzen (ich rechne nur die ersten Entwicklungsstadien) gesammelt und zwar zweimal: Anfang April und nach 2 Monaten, Ende Juni.

Außer mit der mikrotomtechnischen Methode konnten die Pflänzchen ihrer zarten Struktur wegen unmittelbar unter dem Mikroskop untersucht werden, nachdem sie zuerst durchsichtig gemacht wurden. Das geschieht sehr leicht mit Hilfe einer verdünnten Lösung von Kalilauge, welche den Zellinhalt löst und die Pflänzchen fast ganz durchsichtig macht. Man darf jedoch nicht zu lange mit Kalilauge einwirken, da in solchem Fall, infolge Einwirken der Kalilauge auf den in den Pflänzchen sich befindenden Schleim, nach gewisser Zeit eine Trübung entsteht. Die mit Wasser gut gewaschenen Pflänzchen wurden darauf mit Borax-Karmin schwach gefärbt, und dann auf einen Objektträger mit linsenförmiger Vertiefung in Glyzerin übertragen, wo sie als Dauerpräparate aufbewahrt sind. Diese Präparation hat den Vorzug, daß alle inneren Pflanzenteile bei ihrer normalen relativen Lage beobachtet werden können. Die anderen Pflanzen wurden in Mikrotomschnitten untersucht.

Die kleinsten von den gefundenen Pflanzen, 0,7—0,75 mm lang, stellen ein typisches Protocorm, weißlich und eiförmig, mit etwas gegrümmter unterer Spitze dar. Bei einigen Exemplaren waren sogar noch die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Die Oberfläche eines solchen Protocormes ist reichlich mit langen Wurzelhaaren besät, deren Länge größer als der Durchmesser des Protocormes ist. An seinem oberen (breiteren) Ende ist eine Knospe angelegt. Innerlich untersucht, besteht ein solches Protocorm aus einem dünnwandigen parenchymatischen Gewebe mit großen Zellkernen und deutlichen Körnchen; hie und da enthalten sie Raphiden von Calciumoxalat. Durch ihre Hauptachse läuft ein Zentralzylinder. Er ist nur undeutlich differenziert, doch

die Anordnung seiner drei bis vier Gruppen Schraubengefäße entspricht am nächsten der radialen Struktur, welche die Wurzeln charakterisiert. Auch seine einschichtige Endodermis ist mit der der Wurzeln und Knollen der Ophrydineen ganz ähnlich. Dieser Zentralzylinder beginnt in einer gewissen Entfernung von der an dem oberen Ende liegenden Knospe und endigt, ehe er die gekrümmte untere Spitze erreicht hat.

Die Zellen, welche die Knospen bilden, sowie auch diejenigen, die unter ihr liegen, unterscheiden sich von den anderen durch ihre viel geringere Größe. Der untere Teil des Protocormes, sowie auch seine Peripherie sind stark verpilzt. Der obere Teil und ein gewisser Raum um den Zentralzylinder sind dagegen von den Pilzen ganz frei. Von einer Wurzelhaube ist in einem solchen Keimling keine Spur zu finden. G. Bonnier und L. de Sablon in ihrem Lehrbuche der Botanik definierten (ähnlich wie früher Goebel) ein solches Protocorm als „une sorte d'axe hypocotyle, qui porte de poils absorbants" (12). Es muß hier bemerkt werden, daß außer dem Vorhandensein von Wurzelhaaren auch die Anordnung der Elemente im Zentralzylinder, sowie auch die Endodermis mit einer für die Ophrydineenwurzeln typischen Form diesen Körper einer Wurzel sehr ähnlich scheinen lassen, so daß man ihn leicht für eine solche halten könnte, wenn ihm nicht die Wurzelhaube fehlte.

Ohne sich merkbar zu vergrößern, fängt dieser Keimling an, sein erstes Organ zu bilden. An der Basis seiner Knospe, unmittelbar unter ihrem zweiten Blatte, beginnt die endogene Entwicklung eines runden Körpers. In diesem Körper ist schon eine Wurzelhaube bemerkbar. Auf solche Weise beginnt die Bildung der ersten Knolle. Diese Entwicklung der Knolle ist der, die wir im Herbst bei einer erwachsenen Ophrydineenpflanze beobachten können, sehr ähnlich. Die junge Knolle liegt ursprünglich horizontal und ist mit ihrer Haube nach vorn gerichtet.

Bald darauf beginnt die Bildung eines zweiten Organs. Unterhalb der Knolle, seitlich des Protocormes, wächst die erste adventive Wurzel aus. Es ist merkwürdig, daß ihe Auswachsen ohne Zerreißen des Gewebes vor sich geht und diese Wurzel wie eine seitliche Verlängerung des Protocormes erscheint. Auch in den Mikrotomschnitten sieht sie wie eine unmittelbare Fortsetzung des umliegenden Gewebes und nicht wie eine aus ihm endogen entwickelte aus. Es muß hier bemerkt werden, daß nach den Zeichnungen von Irmisch die erste Adventivwurzel in den Protocormen von Orchis militaris endogen gebildet wird und eine Coleorhiza besitzt. Trotz allem meinem Nachforschen konnte ich weder bei Orchis Morio, noch bei den anderen unten erwähnten Arten das Vorhandensein einer Coleorhiza bei der ersten Wurzel feststellen.

Gleichzeitig mit der Bildung der ersten adventiven Wurzel kommt ein anderes sehr charakteristisches Phänomen vor. Das Meristemalgewebe unter dem Vegetationspunkte beginnt eine rasche Tätigkeit zu entwickeln und wächst horizontal aus. Ein gleiches rasches Auswachsen ist zu derselben Zeit in dem Meristemalgewebe an der Basis des dritten Blattes bemerkbar. Infoldegessen wachsen beide Teile horizontal aus. während sie ein geschlossenes Röhrchen bilden. an dessem Boden sich die junge Knolle mit dem Vegetationspunkte befindet. die von diesem Auswuchs mitgezogen wird. Die junge Knolle vergrößert sich und bildet innerhalb einen Zentralzylinder. der schwach differenziert ist, jedoch einen ausgesprochenen wurzeligen Bau und eine charakteristische einschichtige Endodermis besitzt. Mit dem weiteren Auswachsen zerreißt die Knolle das umliegende Gewebe und kommt in unmittelbare Berührung mit der Erde, wobei sie zahlreiche Wurzelhaare an ihrer Oberfläche entwickelt.

Gleichzeitig mit dieser Entwicklung wachsen das zweite und dritte Blatt der Knospe aus, welche an ihrer ursprünglichen Stelle auf dem Protocorm bleiben. Das erste Blatt bleibt schwach entwickelt, das zweite entwickelt sich bis zu einem gewissen Grad und bleibt schuppenartig, das dritte erreichte eine Länge von 3—4 cm und erhebt sich über dem Boden. Zweifellos ist seine Assimilationstätigkeit die Ursache der Anhäufung der Stärke in der ersten Knolle. Ich fand in der Erde gleichzeitig ganz junge eiförmige Protocorme sowie auch Pflänzchen, welche schon Blätter und Knollen entwickelt hatten. Ganz gleiche Formen habe ich auch 3 Monate später gefunden. Dieser Umstand gibt mir Grund zu glauben, daß die oben beschriebene Entwicklung nicht in einer, sondern wenigstens in zwei Vegetationsperioden stattfindet. Es ist sehr wahrscheinlich, daß während der ersten Vegetationsperiode der Samen zu keimen beginnt und ein eiförmiges Protocorm bildet, ohne daß sich dabei eine Knolle entwickelt. Während der zweiten bilden sich die ersten Knollen und die ersten Blätter. Während der dritten Vegetationsperiode geht wahrscheinlich die weitere Entwicklung vor. Die erste Knolle ist mit ihrer Knospe von dem zugrunde gegangenen Protocorm vollkommen isoliert, der Vegetationspunkt beginnt seine Tätigkeit und bildet ein kurzes Rhizom, das auf seinem oberen Ende oberirdische Blätter trägt. Diese Blätter unterscheiden sich von jenen einer erwachsenen Pflanze nur durch ihre geringe Größe. Dieses Rhizom ist bei Orchis Morio viel schmäler als der Durchmesser der Knolle und ganz ähnlich mit dem unterirdischen Teile einer erwachsenen Pflanze. In der Achsel des dritten Blattes befindet sich eine junge Knospe, an deren Basis

sich die zweite junge Knolle in gleicher Weise wie die erste ausbildet. Ihre Entwicklung und ihr Wandern geschieht auf die oben beschriebene Weise. Sie unterscheidet sich von der ersten Knolle nur dadurch, daß sie größer ist und nicht nur eine, sondern zwei bis vier Stelen enthält, die von einem Vegetationspunkte gebildet sind und alle in ihrer unteren Spitze zusammenschmelzen. Wenn man die relative Größe der blühenden und sterilen Pflanzen und besonders die Zahl der Stelen in den Knollen betrachtet (letzteres wird weiter unten besprochen), muß man annehmen, das sich der Cyclus einer sterilen Entwicklung wenigstens noch einmal wiederholt, so daß eine Pflanze von Orchis Morio nicht früher als im 5. Jahr nach der Keimung des Samens zu voller Entwicklung und Blüte gelangt. In Wirklichkeit aber ist dieser Zeitraum wahrscheinlich bedeutend größer. Nach E. Pfitzer's Meinung vergehen 8—10 Jahre bis eine Ophrydinee, die ihr Protocorm während eines Jahres entwickelt, zu blühen beginnt, was jedenfalls sehr wahrscheinlich klingt.

Entwicklung von Orchis mascula.

Die Keimpflanzen von Orchis mascula wurden von mir zum erstenmal im Juni 1912 auf der „roten Wand" in den bayerischen Alpen auf einer feuchten Alpenwiese und dann im Mai 1914 am Witosaberge oberhalb des Dorfes Bojana in Bulgarien inmitten eines Strauches gefunden. Das von den beiden Standorten gesammelte Material zeigte ein ganz ähnliches Entwicklungsbild dieser Pflanze, das jedoch von dem vorher beschriebenen Falle etwas abweicht.

Im ersten Entwicklungsstadium stellt die Pflanze ein chlorophyllloses Protocorm dar, das bis 2 mm lang und einem solchen von Orchis Morio ganz ähnlich ist. Auf die oben beschriebene Weise wird auch hier die erste Knolle an der Basis des Vegetationspunktes angelegt und wandert, dann mit ihm in den Kanal zusammen, der durch einen Auswuchs der Basis des dritten Blattes und des Meristemalgewebes unter dem Vegetationspunkte gebildet ist. Schon in diesem Entwicklungsstadium macht sich ein interessanter Unterschied geltend. In dem Falle von Orchis Morio entsteht gleichzeitig mit der Entwicklung der ersten Knolle an dem Protocorm auch das erste chlorophyllhaltige Blatt, durch dessen Tätigkeit in der Knolle die Stärke angehäuft wird. Anders ist es bei Orchis mascula; die ersten Blätter der Keimpflanze bleiben unentwickelt, unterirdisch und chlorophyllos, infolgedessen die ganze Pflanze holosaprophytisch bleibt. Interessant ist der Umstand, daß bei diesen Bedingungen die erste Knolle von O. mascula auch so viel Stärke in ihren Zellen enthält, wie es in allen ihren sich später bildenden Knollen

der Fall ist. Da in diesem Falle von einer Assimilation keine Rede sein kann. so erscheint dieser Umstand ziemlich rätselhaft.

Nachdem die erste Knolle überwintert hat, beginnt ihre Knospe eine neue Tätigkeit. indem sie auswächst und ein kurzes Rhizom bildet. Diese Bildung unterscheidet sich jedoch wesentlich von Th. Irmisch's Beschreibung für Orchis militaris und N. Bernard's für Orchis montana und Ophrys apifera. Nachdem sich das Rhizom zu einem dünnen Auswuchs entwickelt hat, schwillt es rasch an und bildet einen kugeligen knollenartigen Körper. Dieser Körper befindet sich oberhalb der Knolle und ist mit ihr mittels eines ganz kurzen und dünnen Sproßteiles verbunden (Taf. II, Fig. 21). An der Basis dieses knollenartigen Rhizoms sind die Spuren der ersten Blätter bemerkbar, sonst aber bleiben auf der übrigen Oberfläche keine weiteren Spuren davon zurück und statt dieser sind dort zahlreiche Wurzelhaare vorhanden. Das Rhizom hat einen Zentralzylinder mit schwach ausgebildeten Elementen, doch ohne die für die Ophrydineenwurzeln und Knollen charakteristische Endodermis. Der peripherische Teil des Rhizoms ist stark mit Rhizoctonia infiziert; die Zellen seines Zentralteiles sind dagegen mit Stärke gefüllt. Das Rhizom endet mit einer kleinen Knospe und entwickelt seitlich eine adventive Wurzel.

Die weitere Entwicklung ist eine Wiederholung desselben Cykels. An der Basis des dritten Blattes des Rhizoms differenziert sich die zweite Knolle der Pflanze und entwickelt sich dann auf die gewöhnliche Weise. Bei ihrer Entwicklung bleiben die Blätter der Knospe noch immer reduziert und chlorophyllos und die ganze Pflanze bleibt holosaprophytisch, d. h. daß alle Stärke, die sich in der ersten Knolle, in dem knollenartigen Rhizom und auch in der zweiten Knolle befindet, ohne Photoassimilation gebildet sein soll.

Im nächsten Jahr wird die Entwicklung auf dieselbe Weise wiederholt. d. h. die sich an der zweiten Knolle befindliche Knospe bildet ein neues knollenartiges Rhizom von demselben Bau wie das erste. In der Achsel des dritten Blattes der an dem Rhizom befindlichen Knospe wird die junge dritte Knolle angelegt. Mit ihrer Entwicklung und Trennung fangen die Blätter der Knospe gleichzeitig an auszuwachsen, das dritte Blatt erhebt sich über dem Boden und in ihm bildet sich jetzt zum erstenmal Chlorophyll. Vergleichen wir die gefundenen Pflanzen miteinander, so können wir annehmen, daß die Bildung eines solchen knollenartigen Rhizoms sich im Laufe der Entwicklung mindesten noch einmal wiederholt; bei dieser wiederholten Entwicklung hat die Pflanze zwei oder mehrere grüne Blätter. Vergleichen wir diese Entwicklung mit

der von Orchis Morio, so können wir berechnen, daß eine blühende Pflanze von Orchis mascula frühestens im sechsten Jahre nach ihrer Keimung auswächst. Das berechnete Minimum ist doch zweifellos kleiner als der wirkliche Zeitraum. Während der Zeit von 2—3 Jahren lebt das Pflänzchen unterirdisch als Holosaprophyt. Über die Zahl der Stelen in den ersten Knollen von Orchis mascula ist das über O. Morio schon erwähnte nur zu wiederholen, d. h. die erste Knolle enthält eine einzige Stele, die zweite hat derer zwei bis vier und die folgenden haben immer mehr solche.

Entwicklung von Orchis ustulata.

Junge Pflanzen von Orchis ustulata wurden von mir zum erstenmal im April 1912 auf einer feuchten Wiese nächst Karlsfeld bei München gefunden und dann noch einmal nach 3 Monaten auf demselben Standorte gesammelt. Sie lagen im Humusboden 5—10 cm tief unter den erwachsenen Pflanzen derselben Art. Im ganzen wurden 80 saprophytische Pflanzen gefunden, was die Möglichkeit bietet, sich ein annäherndes Bild der eigentümlichen Entwicklung dieser Pflanzen zu schaffen.

Die kleinsten unter den gefundenen Protocormen waren 0,7 bis 0,85 mm lang und hatten noch an ihrer unteren, etwas gekrümmten Spitze die Reste der netzartigen Samenschale bewahrt. Sie sind eiförmig, schmutzig weiß und mit sehr langen Wurzelhaaren versehen, deren Länge bis dreimal größer als der Durchmesser der Pflanze selbst ist. An dem Protocorm befindet sich eine kleine schwach entwickelte Knospe. Das Protocorm von Orchis ustulata enthält keinen Zentralzylinder, der in den oben beschriebenen Pflanzen immer vorhanden ist. An dessen Stelle befindet sich eine Gruppe von großen dünnwandigen mit Reservestoffen erfüllten Zellen. Diese Reservestoffe in Form von Stärke sind schon in diesem so frühen Stadium zu finden. In den Zellen einer solchen Keimpflanze ist eine große Zahl von, um die Zellkerne gruppierten Leuciten bemerkbar. In diesen Leuciten. und besonders in jenen. die sich in den großen Zentralzellen befinden, kann man kleine Stärkekörner unterscheiden, die mit Hilfe von Jodtinktur leicht nachzuweisen sind.

Die weitere Entwicklung können wir an einer Reihe etwas größerer Pflanzen, und zwar bei solchen, die eine Länge von 1,5—2 mm erreicht haben, beobachten. Während ihr unterer Teil seine ursprüngliche Protocormform beibehalten hat. kann man am oberen Teil deutlich einen Zuwachs bemerken, der durch eine schwache Einfurchung vom ursprünglichen Protocorm getrennt ist. Dieser obere Teil ist durch die Tätigkeit der an dem Protocorm befindlichen Knospe gebildet und

stellt ein kurzes Rhizom dar; er trägt zahlreiche Wurzelhaare und die Spuren der ersten Blätter. Seine Zellen enthalten Stärke und manche auch Raphidenbüschel. Hier ist schon ein Zentralzylinder vorhanden, dessen Elemente noch nicht scharf differenziert sind; jedenfalls besitzt er keine Endodermis, die für die Wurzeln und Knollen kennzeichnend ist. Dieses Rhizom ist gar nicht von Pilzen infiziert und sieht weißlich aus, während der untere Teil bräunlich, stark verpilzt, ja sogar erschöpft und dem Verfaulen nahe ist. Es ist wahrscheinlich, daß die beiden Teile dieser saprophytischen Pflanze während zweier verschiedener Vegetationsperioden gebildet sind, und daß der obere Teil seine Entwicklung erst dann beginnt, wenn der untere Teil die seinige schon beendigt hat und im Absterben ist. Eine Reihe von Pflanzen derselben Art mit immer zunehmender Größe zeigt, daß die Entwicklung weiter schreitet. Das Rhizom wächst weiter aus, während das ganze Pflänzchen holosaprophytisch bleibt und seine Terminalknospe — klein, chlorophyllos und mit reduzierten Blättern bedeckt ist, welche beim Auswachsen des Rhizoms deutliche Spuren auf ihm hinterlassen. Unterdessen verfault der untere Teil der Pflanze und fällt allmählich ab. Das übrige Rhizom kann seiner Verpilzung und Bräunung nach in einige Abschnitte geteilt werden, die je verpilzter, dunkler und erschöpfter sind, desto mehr sie sich der unteren Spitze nähern. Die vordersten von ihnen sind immer frischer, enthalten Stärke und große Zellkerne mit Nukleolen. Das oberste Internodium bleibt ganz unverpilzt und enthält besonders viel Stärke. Zuweilen sind zwischen solchen Abschnitten schwache Einfurchungen bemerkbar, die wahrscheinlich darauf hindeuten, daß das Wachstum hier unterbrochen und dann wieder fortgesetzt wurde. Von der oben erwähnten Länge: 0,7—0,75 mm bis zu einer für die Orchideenprotocorme riesigen Größe von 2,5—3 cm, kann man alle verschiedenen Übergangsstadien der Entwicklung verfolgen, die scheinbar während mehrerer Vegetationsperioden vor sich geht. In einigen solchen stark entwickelten Rhizomen zählte ich bis 11 Internodien, wobei die untere Spitze schon ganz abgefault und verschwunden war.

Solche unterirdische Pflänzchen bestehen nur aus dem oben beschriebenen Rhizom und entwickeln weder Blätter noch adventive Wurzeln, sondern nur zahlreiche und lange Wurzelhaare. Dagegen zeigen diese Rhizome oft das Streben, sich zu verzweigen. Dies geschieht entweder durch das Entwickeln einer Knospe in der Achsel eines der Blätter, dessen Spuren sich an dem Rhizom befinden, oder mittels Gabelung des Vegetationspunktes (Taf. II, Fig. 16 u. 17). In beiden Fällen entwickeln sich die neugebildeten Knospen weiter auf dieselbe Weise, wie

das ursprüngliche Rhizom. Ob eine solche Verzweigung die Entwicklung zweier neuer Pflanzen verursacht, konnte ich an den gesammelten Materialien nicht feststellen, dies scheint mir jedoch sehr wahrscheinlich.

Nur nachdem das Protocorm eine Länge von 2,5—3 cm erreicht hat, beginnt er seine ersten Organe zu bilden, die der Pflanze zum selbständigen Leben notwendig sind. Diese Entwicklung geschieht beinahe auf die für Orchis Morio oben beschriebene Weise. Es werden fast gleichzeitig die ersten Adventivwurzeln und die ersten Blätter gebildet. Letztere sind fünf bis sechs an der Zahl, von denen sich die obersten über dem Boden erheben und bis 10 cm lang sind. Ungefähr in derselben Zeit wird die erste Knolle endogen angelegt und dann wächst sie aus, indem sie gleichzeitig mit dem Vegetationspunkte zusammen nach außen wandert. In diesem Falle aber ist die erste Knolle, der bedeutenden Größe des Protocorms und seiner ersten Blätter entsprechend, viel größer als es bei den anderen von mir beobachteten Ophrydineen der Fall war. Die von mir gemesenen Knollen waren bis 1,5 cm lang und dementsprechend groß war auch die Zahl der Stelen in ihnen; diese Knollen enthalten bis acht Stelen.

Im weiteren ist die Entwicklung nach der Art von Orchis Morio. Es findet hier keine Bildung knollenartiger Rhizome, wie dies bei Orchis mascula der Fall ist, statt. An der Knolle entwickelt sich aus ihrer Knospe ein kurzer blättertragender Sproß und dann wird in der Achsel eines seiner Grundblätter die zweite Knolle angelegt.

Wie man es nach den gefundenen Übergangsformen beurteilen kann, schreitet hier die Entwicklung einer blühenden Pflanze verhältnismäßig rasch vor. All die beschriebenen Entwicklungsstadien dieser Pflanzen kann man gleichzeitig an ein und derselben Stelle beobachten. Dieser Umstand bekräftigt die von mir oben ausgesprochene Meinung, daß die Entwicklung von Orchis ustulata während einer Reihe von Vegetationsperioden geschieht. Es wäre höchst interessant genau zu verfolgen, welche Zeit diese Ophrydinee für ihre Entwicklung braucht, die an die von Bruchmann bei Lycopodien beobachteten nahe erinnert. Richtige Resultate erhält man nur, wenn man nach derselben Methode verfährt, d. h. wenn man Orchissamen ansät bei den Bedingungen, welche den natürlichen entsprechen und dann das Gedeihen bis zur vollen Entwicklung beobachtet[1]).

1) Ein Alkoholpräpärat von einer nach dem Alter angeordneten Reihe junger Pflanzen von Orchis ustulata, die der ganzen Entwicklungsgeschichte dieser Pflanze entspricht, befindet sich in dem botanischen Institut der Universität München. Alle übrigen von mir gesammelten jungen Pflanzen befinden sich jetzt in dem botanischen Institut der Universität Sofia.

Entwicklung von Orchis pallens.

Die drei oben beschriebenen Fälle von Entwicklung der Ophrydineen stellen drei Entwicklungstypen dar, die wahrscheinlich auch über die anderen Arten gewissermaßen ausgedehnt werden können. Die von Th. Irmisch beschriebene Entwicklung von Orchis militaris, J. Fabre's von Ophrys apifera und N. Bernard's von Orchis montana scheinen alle nach dem Typus von Orchis mascula geschehen zu sein. Wie ich nach diesen Beschreibungen und nach einigen einzelnen von mir beobachteten Pflänzchen beurteilen kann, finden an den Protocormen dieser Pflanzen keine bedeutenden Veränderungen statt, bis zur Bildung der ersten Knolle. Diese bildet ihrerseits, nachdem sie sich von dem Protocorm getrennt hat, ein kurzes Rhizom, welches auch als Reservestoffbehälter dient. Die Entwicklung dieser Pflanzen unterscheidet sich von der von Orchis mascula nur darin, daß das knollenartige Rhizom bei ihr angeblich gleichzeitig grüne Blätter entwickeln soll. Auch die Verbindung dieses Rhizoms mit der Knolle scheint etwas dicker zu sein und nicht so dünn und zart wie bei O. mascula. Für Ophrydineen mit handförmigen Knollen ist es überhaupt charakteristisch, daß ihre ersten Knollen und auch wahrscheinlich einige folgende einfach und ungeteilt sind. Jedenfalls braucht die Entwicklung dieser Pflanzen weitere ausführlichere Untersuchungen.

Einen interessanten Fall von Entwicklung stellt Orchis pallens dar, deren Keimpflanzen ich im Frühling 1914 in einem humusreichen Boden im Walde beim Kloster Tscherepischki und später bei ähnlichen Bedingungen am Lulin-Berge (beides in Bulgarien) gefunden habe. In ihr scheint die Entwicklungsweise von O. ustulata mit der von O. mascula kombiniert zu sein.

Die Entwicklung des Protocormes geschieht hier jedoch wahrscheinlich nicht so langsam, wie es bei O. ustulata zu vermuten ist. Darüber kann man nicht nur von der undeutlich differenzierten Verpilzung des Protocormes und seinem fast gleich frischem Zustande urteilen, sondern auch vom Umstand, daß hier nie mehrere verschiedene Entwicklungsstadien gleichzeitig zu finden sind, nämlich nicht mehr als drei verschiedene Entwicklungsphasen (wenn nur von den jüngsten noch blattlosen Formen die Rede ist). Nach den von mir gefundenen Pflanzen zu urteilen, nimmt das Protocorm schon im zweiten Jahre nach seiner Keimung die Form eines kurzen und dicken Rhizoms an und wird bis 1 cm lang und 0,5 cm dick. Der untere Teil des Rhizoms ist mit zahlreichen Wurzelhaaren versehen, während der obere nackt ist und die

Spuren von drei bis vier Blättern trägt. Ursprünglich enthält das Protocorm, so wie auch bei O. ustulata keinen Zentralzylinder, sondern statt diesem eine Gruppe großer mit Stärke gefüllter Zellen. In dem Rhizom ist ein Zentralzylinder vorhanden, der auch nicht deutlich differenziert ist, jedenfalls keinen wurzeligen Bau hat. Das Rhizom enthält eine große Menge von Stärke, deren Bildung sehr eigentümlich ist und wahrscheinlich in Verbindung mit der Verpilzung dieses Protocorms steht. Im Querschnitt durch seinen mittleren Teil scheint das Protocorm in konzentrische Schichten zerteilt zu sein. Die großen Zellen, welche um den Zentralzylinder einige Schichten bilden, sind mit Stärke gefüllt; ein zweiter mehrschichtiger Ring von mit Stärke gefüllten Zellen befindet sich an der Peripherie des Protocorms und besteht aus kleinen Zellen. Zwischen diesen Ringen liegen vier bis fünf Schichten mittelgroßer Zellen, welche stark verpilzt, jedoch lebendig sind und große Zellkerne enthalten. Außerdem ist die einschichtige Epidermis des Pflänzchens, sowie seine Haare auch verpilzt, so daß das Protocorm im Querschnitte außer dem Zentralzylinder noch vier konzentrische Schichten enthält, von denen zwei Stärke enthalten und zwei verpilzt sind.

Bei einigen Pflanzen geschieht die Bildung der ersten Knolle wie bei O. Morio, so, d. h. daß die Pflanze in derselben Zeit ihre erste chlorophyllhaltigen Blätter bildet. Bei anderen Individuen, die etwas tiefer in dem Boden liegen (10—15 cm), geschieht diese Entwicklung wie bei O. mascula und die Pflanze, indem sie ihre erste Knolle bildet, bleibt blattlos und holosaprophytisch. Die erste Knolle ist eiförmig, bis 4 mm lang und enthält eine bis zehn Stelen. Ihre weitere Entwicklung geschieht auch nach dem Typus von O. mascula, indem aus ihrer Knospe ein kurzes und dickes, fast zylindrisches Rhizom in horizontaler, d. h. zu der Knollenhauptachse senkrechter Richtung auswächst. Eine gleiche Rhizombildung wiederholt sich noch zwei- bis dreimal, währenddem schon die ersten chlorophyllhaltigen Blätter entwickelt werden. Dabei wird das Rhizom bei jedem neuen Geschlecht immer dünner, indem es sich immer mehr und mehr aufrichtet, bis man an der Stengelbasis einer völlig entwickelten Pflanze kein Rhizom meht unterscheiden kann.

— —

Die Ophrydineen, wie auch alle anderen einheimischen Orchideen gehören zu den Sympodial-Acranthen (nach E. Pfitzer's Terminologie), bei welchen E. Pfitzer das Basal- und Endstück unterscheidet. Was eine erwachsene Ophrydineenpflanze betrifft, so soll sich das Basalstück von dem Scheitel der alten Knolle bis zu der Stelle erstrecken,

wo sich die junge Knolle bildet. Dieser Teil unterscheidet sich wirklich von dem übrigen Stengel dadurch, daß er eine Art Rhizom darstellt, das einige (drei bis fünf) schuppenartige Blätter trägt. Das Endstück trägt grüne Blätter und endigt in einer erwachsenen Pflanze mit dem Blütenstand; in den ersten Jahren ist es dagegen steril. Was den ausgestreckten Teil betrifft, der die junge Knolle samt ihrer Knospe auf sich trägt, so kann man ihn nicht für ein Rhizom halten. Obwohl er dem Bau seiner Gefäßbündel nach und der Anwesenheit von Spaltöffnungen wegen mit einem Sproß verglichen werden kann, ist dieser Teil kein Produkt der Tätigkeit des Vegetationspunktes und trägt deshalb keine Blattspuren weder bei seiner Basis noch auf seiner Oberfläche, selbst dann nicht, wenn dieser Teil ziemlich stark entwickelt ist (z. B. bei Herminium monorchis u. a.). Dieses Organ stellt eine Streckung des Meristemalgewebes dar, das in der Achsel eines Blattes der Mutterpflanze an der Basis der jungen Knospe und zwar an der ihres ersten Blattes liegt. Die inneren Elemente dieses Teiles sind dorsiventral angeordnet und das dickwandige mehrschichtige Perycikel, das die Ophrydineensproße, nicht aber ihre Blätter enthalten, ist hier nicht vorhanden. Nach diesen Merkmalen muß dieses Organ als ein stark herausgestreckter Grundteil des ersten Blattes der jungen Knospe und nicht als ein Teil des Sprosses der alten Pflanze betrachtet werden. Die vegetativen Organe einer Ophrydinee können leicht mit solchen eines Vertreters einer anderen nahestehenden Orchideengruppe, z. B. einer Epipactis u. dgl. verglichen werden. Stellen wir uns nur vor, daß jedes neue Basalstück von der alten Pflanze durch das eigentümliche Heraustreten der Basis seines ersten Blattes getrennt wird, daß sich das Rhizom selbst nur verhältnismäßig schwach entwickelt und die erste adventive Wurzel eine Knolle bildet. Die ganze unterirdische Entwicklung eines holosaprophytischen Protocormes, einschließlich des Wanderns einer Terminalknospe, stellt die Bildung seines ersten Basalstückes dar. Diese Entwicklung wird durch die Bildung des ersten sterilen Sprosses vollendet (die eventuell knollig sein kann), von welchem die zweite Knolle schon nicht durch das Wandern der Terminalknospe, sondern durch die Entwicklung einer Seitenknospe in der Achsel eines Grundblattes gebildet wird. Diese Entwicklung des ersten Basalstückes scheint bei O. Morio verhältnismäßig kurz zu sein, sie dauert bei O. mascula während einiger Vegetationsperioden, und bei O. ustulata wahrscheinlich eine Reihe von Jahren.

Die Zahl der Stelen in den Knollen.

J. Fabre und dann N. Bernard zeigten, daß die ersten Knollen der von ihnen untersuchten Ophrydineen nur *Einen* Zentralzyliner enthalten. Dies gilt auch für die meisten Arten, die ich untersucht habe, obwohl nicht für alle. Nämlich enthält die erste Knolle von Orchis ustulata bis acht und die von O. pallens bis 12 Stelen. In allen diesen Fällen ist die Zahl der Stelen in der zweiten Knolle immer höher als in der ersten und in der dritten Knolle ist sie noch höher. Die Untersuchung einer großen Zahl von erwachsenen (blühenden) Individuen verschiedener Arten zeigt, daß die Zahl der Stelen in der jungen Knolle in mehreren Fällen höher ist als in der alten. Weniger oft ist diese Beziehung ungekehrt. Die folgende Tabelle zeigt diese Beziehungen für 100 erwachsene Individuen von Orchis Morio.

Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle	Beziehung	Alte Knolle	Junge Knolle
+	12	16	–	24	31	0	29	29	0	36	36
+	12	27	+	25	27	–	29	25	–	36	31
0	15	15	+	25	28	+	30	34	–	36	25
+	16	26	+	25	31	+	30	33	–	37	25
+	17	23	–	25	23	+	31	34	+	38	41
+	17	24	–	25	23	+	31	37	–	38	27
+	17	24	+	26	28	+	31	35	–	39	31
+	19	28	+	26	30	0	31	31	–	39	26
+	20	23	+	26	32	–	31	30	–	40	28
+	20	24	+	26	39	–	31	29	+	42	45
+	20	36	–	26	24	+	32	34	–	42	30
+	20	37	+	27	30	+	32	34	–	43	38
+	21	28	+	27	30	+	32	36	–	43	37
+	21	29	+	27	30	+	32	38	–	44	52
+	22	30	+	27	31	+	32	39	0	44	44
+	22	37	+	27	31	+	33	34	–	44	28
+	23	24	+	27	33	–	33	30	–	44	40
+	23	32	–	27	24	+	34	36	–	44	41
+	23	37	+	28	30	+	34	38	0	46	46
+	23	24	+	28	30	0	34	34	–	47	25
0	23	23	0	28	28	–	34	30	–	47	39
+	23	18	–	28	26	+	34	27	–	51	41
+	24	27	+	29	34	+	35	36	–	52	40
+	24	30	+	29	38	+	35	32	–	53	46
+	24	30	+	29	44	+	36	40	–	54	32

Wir haben mit + die Fälle bezeichnet, wo die Zahl der Stelen in der jungen Knolle höher als in der alten ist, mit – die umgekehrten Beziehungen und mit 0 die Fälle, wo die Zahl der Stelen in den beiden Knollen gleich ist. In den 100 untersuchten Pflanzen haben wir 59 mal, – 32 mal und 0 – 9 mal. Außerdem stehen die hauptsächlich

am Ende der Tabelle, wo die Zahlen der Stelen höher sind. Ebenso verhalten sich diese Zahlen in den Knollen anderer untersuchter Ophrydineen, nur sind die mit — bezeichneten Fälle bei einigen von ihnen (z. B. bei O. palustris) noch weniger. Überhaupt scheint die Zahl der Stelen von der Größe der Knolle unabhängig zu sein. Umgekehrt haben große und stark entwickelte Individuen sehr oft weniger Stelen in ihren Knollen, als kleinere und schwächere Individuen derselben Art. Man kann vermuten, daß die Zahl der Stelen in den Knollen während des ganzen Lebens der Pflanzen allmählich und unregelmäßig zunimmt, bis sie ein gewisses Maximum erreicht, und dann wieder etwas abnimmt. Die Gesamtzahl der Stelen in einer Knolle ist nie sehr hoch und die größte von mir in einer Knolle von Orchis pallens beobachtete Zahl war nicht größer als 100.

Durch neuere Untersuchungen über das Leben der Orchideen ist eine tiefe Beziehung zwischen ihrem Bau und der Anwesenheit von Pilzfäden in ihren unterirdischen Teilen konstatiert worden. Diese Abhängigkeit hat eine so große Bedeutung, daß es jetzt unmöglich ist, sich den Bau und die Entwicklung der Orchideen ohne Rücksicht auf dieses Zusammenleben zu erklären. Zuerst hat Reißeck im Jahre 1846 (33) die Anwesenheit von Mycelium in den Zellen der Orchideen beobachtet und sogar versucht, reine Kulturen von diesen Pilzen zu erhalten. Seither wurde die Mycorhiza der Orchideen vielmals beobachtet und studiert und endlich hat Frank in seinen Arbeiten (1885—1894) festgestellt, daß das Dasein von Pilzen in verschiedenen höheren Pflanzen und auch in den Orchideen einen Fall von Symbiose darstellt. Auch von großer Bedeutung waren die Arbeiten von N. Bernard und H. Burgeff, die feststellten, daß selbst die Vermehrung dieser Pflanzen durch Samen nur bei Anwesenheit und unter der Wirkung von Pilzen möglich ist. Die Frage über die Beziehungen zwischen der Gastpflanze und dem Endophyt wurden dann viel besprochen, so in den interessanten Arbeiten von Stahl, Galland, Laurent, Bönicke, Cortesi und Beau. Jedoch bleibt diese Frage bis heute noch streitig.

N. Bernard betrachtet die Beziehungen zwischen den zwei Komponenten als einen Fall von Parasitismus des Pilzes auf der Orchidee oder als eine Infektionskrankheit, an welche sich jedoch die Orchidee anpaßt und eine Art von Immunität erwirbt, wobei sie vermittelst ihrer Verdauungszellen oder Phagocyten die Ausbreitung der Pilze auf die Grenzen beschränkt, in den sie der Wirtpflanze nützlich sind. So hat der Pilz, nach Bernard, seine Bedeutung als Parasit nicht verloren,

nur ist sein Parasitismus beschränkt und die Wirtpflanze zieht aus ihm einen gewissen Nutzen.

Nach H. Burgeff stellen diese Beziehungen einen Fall von echter Symbiose dar, wobei sich die beiden Komponenten einander unterstützen und einander gleich nötig sind. Die gegenwärtigen Beziehungen haben sich vielleicht von dem ehmaligen Parasitismus entwickelt, doch da die Anwesenheit der Pilze von Anfang an der Orchidee nützlich war, so entwickelte die letztere ihrerseits günstige Anpassungen und so verbanden sich die beiden Organismen unzertrennbar miteinander.

Gallaud, der die Mycorhizen aller übrigen Pflanzen als Parasiten betrachtet, macht für die der Orchideen eine Ausnahme. Leider bespricht er diese Frage nicht eingehender.

Ganz anders ist die Meinung Cortesi's, der die Beziehungen zwischen dem Pilz und der Orchidee als einen Fall von Helotismus auffast, in welchem der Pilz eine untergeordnete Rolle spielt. Die Orchidee unterstützt und ernährt den Endophyt, soweit seine Anwesenheit ihr nützlich ist ihn endlich aber vernichtet, sobald die Zeit der Blüten und Vermehrung kommt.

Mit Rücksicht auf die oben beschriebenen Beobachtungen über die Entwicklung von Orchis ustulata, O. pallens und O. mascula scheint mir Cortesi's Meinung sehr viel für sich zu haben. Aus dem Umstand, daß die von Pilzen infizierten Zellen mancher höheren Pflanzen keine Stärke enthalten, schließt Gallaud, daß die Pilze sich von dieser Stärke ernähren und so ihre Wirtpflanzen ausnützen. In Wirklichkeit fehlt die Stärke auch in den verpilzten Zellen der Protocorme von Orchideen. Doch, da diese Pflänzchen holosaprophytisch und der Assimilation vollkommen unfähig sind, so kann in diesem Falle vom Parasitismus keine Rede sein. Umgekehrt können, wie es scheint, die Protocorme als Holosaprophyten ohne Pilze nicht existieren. Und diese Beziehungen können (wenigstens bei gewissen Arten) jahrelang dauern. Namentlich in ihren frühesten Entwicklungsstadien passen sich die Orchideen an diese beständige Unterstützung seitens der Pilze an. Wie gesagt, kommen die Ophrydineen verhältnismäßig langsam zur vollen Entwicklung und zum Blühen. Infolgedessen erscheinen diejenigen von ihnen, welche nur kurze Zeit als Holosaprophyten leben, auf dem Boden als sehr schwache und kleine Pflänzchen. Solche Pflänzchen sind für den Kampf ums Dasein nur sehr schwach ausgerüstet. So erscheint die erste grüne Pflanze von Orchis Morio über dem Boden in Form eines ganz kleinen Blattes, das 1—1½ cm lang und 1—1½ mm breit ist. Umgekehrt erscheinen die Ophrydineen, die ein langes holosaprophytisches Leben

führen, viel stärker und größer entwickelt über dem Boden. Die erste oberirdische Pflanze von Orchis ustulata hat z. B. zwei bis drei vollkommen entwickelte Blätter, die 10—15 cm lang und bis 0,75 cm breit sind. Ihrer Größe und Lebensfähigkeit nach unterscheidet sich eine solche Pflanze nur sehr wenig von einer vollkommen entwickelten. Von diesem Gesichtspunkte aus erscheint als primärer Entwicklungstypus der Ophrydineen der von Orchis Morio, mit einem verhältnismäßig kurzen holosaprophytischen Leben und rascher Bildung der ersten Blätter.

Umgekehrt stellen O. mascula und O. ustulata, welche sich längere Zeit unterirdisch entwickeln, einen sekundären Typus dar und diese Entwicklungstypen sind wahrscheinlich das Ergebnis einer Anpassung dieser Pflanzen an das Zusammenleben mit Pilzen. Bei Orchis ustulata scheinen einige Entwicklungsstadien, welche O. Morio eigentümlich sind, ausgefallen zu sein, so daß die erste Knolle von O. ustulata der Größe und der Zahl ihrer Stelen nach nicht der ersten, sondern einer späteren Knolle von O. Morio entspricht. Ihrerseits stellt auch O. Morio eigentlich keinen primären Entwicklungstypus dar, da auch ihre Entwicklung durch die Symbiose stark beeinflußt worden ist. Der eigentliche primäre Entwicklungstypus der Ophrydineen scheint sich im Laufe ihrer Evolution verwischt zu haben und gegenwärtig sollte man ihn vielleicht in gewissen verwandten Gruppen suchen.

Wie N. Bernard annimmt, verursacht die Symbiose mit Pilzen die Bildung knollenartiger Organe bei den Ophrydineen. Diese Organe stellen entweder metamorphosierte Sprosse dar, wie z. B. die Verlängerung des Protocorms bei O. ustulata und die knollenartigen Rhizome der jungen Pflanzen von O. mascula u. dgl. oder metamorphosierte Wurzeln, wie z. B. die gewöhnlichen Knollen der Ophrydineen. Jede Knolle stellt nur eine metamorphosierte Adventivwurzel dar und ist zweifellos ein ganz eigentümlicher Fall der Polystelie. Die Knollenbildung ist aber nicht direkt durch Pilze verursacht. In der jungen Knolle sind sie gar nicht vorhanden und (wie es Gallaud (20) zeigt), verursacht ihr Vorhandensein in den Wurzeln keine morphologische Veränderungen. Diese Erscheinung ist vielleicht durch die Wirkung der Rhizoctonia auf den ganzen Organismus der Wirtpflanze zu erklären. Wir können uns diesen Vorgang vorstellen, wenn wir die Untersuchungen Stahl's über die Mycorhiza mit denen Chandler's, Tansley's und Lugham's über die Polystelie bei den Farnen vergleichen. Der Zentralzylinder teilt sich (nach Chandler, Tansley und Luiham), da er einen starken Zufluß von Wasser erhält, ist aber (nach Van Tieghem und Douliot

(43)) unfähig, seinen Durchmesser zu vergrößern. Nach Stahl kommt ein solcher starker Zufluß von Wasser bei den Orchideen infolge der Wirkung ihrer Mycorhiza wirklich vor. Die Orchideen selbst absorbieren und transpirieren nur wenig Wasser, doch haben die symbiontischen Pilze eine große osmotische Kraft und dank dieser erhalten die Orchideen einen starken Zufluß von Wasser und darin gelösten Salzen.

Wenn wir nun zu den Knollen der Ophrydineen zurückkehren und annehmen, daß sie polystelische Organe darstellen, welche durch eine allmähliche innerliche Komplizierung einzelner Wurzeln gebildet worden sind, so müssen wir die Knollen von Platanthera bifolia als primären Typus betrachten. Diese Knollen bewahren oft in ihrem Grundteil die Reste eines gemeinsamen Zentralzylinders und auch ihre äußere Form hat die wurzelähnliche Gestalt noch nicht ganz verloren. Dann folgen die kugeligen Knollen von O. Morio, laxiflora u. dgl., welche wie die Reste des gemeinsamen Zentralzylinders so auch die wurzelförmige Fortsetzung verloren haben. Die letztere kann aber unter gewissen Bedingungen wieder erscheinen (wie der oben erwähnte Versuch mit Ophrys sp. gezeigt hat). Handförmige Knollen stellen eine andere selbständige Umgestaltung dar, die durch die Teilung des Vegetationspunktes bedingt ist. Unter gewissen Bedingungen können sie auch ihre ursprüngliche Form wieder erhalten. Die bis zum Grund geteilten Knollen von Gymnadenia albida sind nur ein besonderer Fall der handförmigen Knollen, bei welchen die Teilung etwas tiefer geht.

Literatur.

1) Beau, C., Sur les rapports entre la tuberisation et l'infestation des racines etc. C. R. Ac. Sc. Paris, 29 sept. 1913, Tome CLVII, pag. 512 515.
2) Beer, J , Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Wien 1863
3) Bernard, N., Sur quelques germinations difficiles. Rev. gen. de Botan. 1900. Tome XII.
4) Ders., Conditions physiques de la tuberisation chez les vegetaux. C. R. Acad. de Sc. Paris 1902, Tome CXXXV.
5) Ders., Etudes sur la tuberisation Rev. gen. de bot. 1902, Tome XIX, pag. 5 –25, 58—71, 95—119, 170 –183, 219 234, 269—279.
6) Ders., Recherches experimentales sur les Orchidées. Rev. gen. de bot. 1904, Tome XVI.
7) Ders., La culture des Orchidées dans ses rapports avec la symbiose. Conference faite à l'occasion du centenaire de la Société Royale d'agriculture et de botanique de Gand, publié pars les soins de cette Société. Gand 1908.
8) Ders., Remarques sur l'immunité chez les plantes. Bull institut Pasteur, Tome VII, Paris 1909.
9) Ders , L'evolution dans la symbiose. Ann. sc. nat., IX. Serie, 9, Paris 1909.

10) Ders., Sur la fonction fungicide des bulbes d'Ophrydées Ann sc. nat., IX Serie, 14, Paris 1911.
11) Bonicke, L. A., Sur les mycorhizes endophytes des Orchidees, Pirolacees et Ophoglossaceaes. Trav. Soc. Nat. Univ. Imp. Charkow, Tome XLIII, pag. 1—32.
12) Bonnier, G. et L. de Sablon, L., Cours de botanique, Phanerogames. Paris 1905, pag. 704 et 1209
13) Burgeff, H., Die Wurzelpilze der Orchideen, ihre Kultur und ihr Leben in der Pflanze. Jena 1909.
14) Ders., Die Anzucht tropischer Orchideen aus Samen. Jena 1911.
15) Chandler, J. E., On the Arrangement of the Vascular Strands in the „Seedlings" of Certain Leptosporangiate Ferns. Annals of Botany, Vol. XIX. pag. 365—410. London 1905.
16) Capeder, E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Flora 1898, Bd. LXXXV.
17) Cortesi, F., Sulle micorrize endofiche con particolare riguardo a quelle delle Orchidee. Nota preliminara. Att. Soc. ital. Progr. Sc., Vol. V, pag. 860—864. Roma 1912.
18) Fabre, J. H., Recherches sur les tubercules de l'Himanthoglossum hircinum. Ann. Sc. nat 1855, Tome III.
19) Ders., De la germinations des Ophrydées et de la nature de leurs tubercules. Ann. Sc. nat., IX. Serie, 5, 1856.
20) Gallaud, J., Etudes sur les mycorhizes endotrophes. Revue gen. de botan 1905, Tome XVII.
21) Goebel, Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zentralbl., Bd. XXII (1902).
22) Ders., Organographie der Pflanzen I. 1. Aufl., 1913.
23) Holm, F., Root structure of North American Orchideae. Amer. Journ. of Sc., Vol. XVIII, pag. 197—212.
24) Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
25) Ders., Beiträge zur Biologie und Morphologie der Orchideen. Leipzig 1853.
26) Laurent, Les facteurs de la structure chez les vegetaux. Rev. gen. de botan. 1907, Tome XIX.
27) Pfitzer, E., Entwurf einer natürlichen Anordnung der Orchideen. Heidelberg 1887.
28) Ders., „Orchidaceae", Kapitel in „den natürlichen Pflanzenfamilien", T. II, 6. Abt., pag. 56. Ausg. von Engler u. Prantl, Leipzig 1899.
29) Ders., „Orchidaceae-Pleonandrae" in „Pflanzenreich" von Engler. Leipzig 1903.
30) Ders., On the phylogeny of Orchis. Report of the third international conference on Genetics. Edited by the Royal horticultural Society. London 1906.
31) Prillieux, E. et Rivière, A., Observation sur la germination et le developpement d'une Orchidée (Angraecum maculatum). Ann. Sc. nat. 1856.
32) Prillieux, E., Observation sur la germination de Miltonia spectabilis et de divers autres Orchidees. Ann. Sc. nat. 1860, Tome XIII.
33) Ders., Bulbes des Ophrydées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 4, Paris 1865.
34) Ders., Mode de vegetation des Orchidées. Ann. Sc. nat., V. Serie, 7, Paris 1867.
35) Reißek, Die Endophyten der Pflanzenzelle. Wien 1846.
36) Leclerc du Sablon, Reserves hydrocarbonnees des bulbes et de tubercules. Rev. gen. de bot., Tome X, pag. 353, 385, 447.

37) Salusbery, R. A., On the germination of the seeds Orchideae. Transactions of the Linn. Society, Vol. VI, London 1804.
38) Schacht, V H., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse. VII. Über die Fortpflanzung der deutschen Orchideen. Monatsber. der Berliner Akad. der Wissensch. 1854, pag. 115—147.
39) Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wurzel. Ibidem, pag. 156.
40) Stahl, E., Der Sinn der Mycorhizenbildung. Jahrb. f. wissenschaftl. Botanik 1900, Bd. XXXIV.
41) Tansley and Lulham, A Study of Vascular System of the Matonia pectinata. Annals of Botany, Vol. XIX, London 1905.
42) Treub, Notes sur l'embryogenie de quelques Orchidees. Amsterdam 1879.
43) Van Tieghem et Douliot, Sur la polystelie. Ann. des sc. nat., VI. Serie, T. III, 1886, pag. 275—322.
44) Ders., Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., VII. Serie, T. 8, 1888.
45) Ders., Recherches sur la symetrie de structure des plantes vasculaires. Ann. Sc. nat., V. Serie, Tome XIII, 1871, pag. 146—147.
46) White, J., On polystelie in roots of Orchidaceae. University of Toronto studies. Biological series 1907.

Erklärung der Tafeln.

Tafel I.

Fig. 1—6. Das Zusammenkommen zweier Stelen in einer Knolle von Gymnadenia albida.

Fig. 7—18. Querschnitte durch eine Knolle von Platanthera bifolia. 7a, 17a und 18a Teile der Fig. 7, 17 und 18, vergrößert.

Tafel II.

Fig. 1—7. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis Morio. In 2—4 wurden die Objekte mittels Kalilauge durchsichtig gemacht.

Fig. 8—10. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis pallens.

Fig. 11—18. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis ustulata.

Fig. 19—22. Verschiedene Entwicklungsstadien von Orchis mascula.

Fig. 22 und 24. Zwei junge Pflanzen von Gymnadenia conopsea.

Rückgang der Panaschierung und ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses; nach Beobachtungen und Versuchen mit Tradescantia Fluminensis Vell. var. albo striata.

Von E. Heinricher.

(Mit Tafel III—IV und 2 Figuren im Text.)

Die folgenden Mitteilungen haben ihren Ausgangspunkt in Wahrnehmungen, die an genannten Tradeskantien, am Blumentisch in meinem Arbeitszimmer, gemacht wurden. Der Standort dieses Tisches ist eigentlich nicht ganz zu rechtfertigen: zumal ein Botaniker sollte Pflanzen nicht an eine in bezug auf Lichtgenuß so ungünstige Stelle setzen[1]). Aber eine Zimmerecke hinter meinem Schreibtisch sollte ausgefüllt werden und so wurde zu einem Blumentischchen gegriffen, auf dem eine Palme und einige Töpfe mit panaschierten Tradeskantien untergebracht wurden. Das Zimmer hat drei Fenster (3.0 m hoch, 1.4 m breit), zwei an der Süd-, eines an der Westseite. Die Ecke mit dem Blumentischchen ist von dem näheren Südfenster 6 m, vom Westfenster 3 m entfernt. Nur von den Südfenstern aus kann direktes Licht die Pflanzen treffen. Die Palme kommt unter diesen Bedingungen fort, ohne merklich zu leiden, wenn auch das Wachstum ein äußerst langsames ist. Die panaschierten Tradeskantien verraten aber bald die Ungunst des Standortes. Die Wachstumsintensität läßt nach, die neu entstehenden Blätter bleiben in der Größe bedeutend zurück, die Panaschierung schwindet mehr und mehr und die jüngst gebildeten Blätter entbehren endlich derselben ganz.

Dies wurde zunächst an Stöcken beobachtet, die im Winter 1913 bis 1914 auf dem Blumentisch gestanden waren. Auf den ersten Blick machte die Sache den Eindruck einer zweckmäßigen Selbstregulation. Die Beschränkung auf die Erzeugung chlorophyllhaltigen Gewebes, das allein für die Ernährung der Pflanze von Bedeutung ist und die Vermeidung der Ausbildung chlorophyllfreien Gewebes, das unter den geschilderten Verhältnissen gewissermaßen als Kraftverschwendung erscheinen konnte, mochte zu einer solchen Deutung verlocken.

Tatsächlich ergibt aber eine nähere Überlegung, daß, wenn auch die Reaktion eine für die Erhaltung der Art gewiß günstige ist, so doch

1) Ein Versuch war ursprünglich nicht beabsichtigt.

ihr Zustandekommen als zwangsweise eintretende Folge der Verhältnisse aufgefaßt werden muß.

Um die Verhältnisse und Erscheinungen besser überblicken zu können, wurden auf Grund der ersten Beobachtung einige weitere Versuche durchgeführt. Ehe Verlauf und Ergebnis dieser beschrieben werden, erscheint es aber zweckmäßig, einige anatomische Verhältnisse zu erwähnen, die den Bau der albikaten Partien im Blatte im Vergleich zu dem der grünen, oder dem rein grüner Blätter betreffen.

In den letzteren ist das chlorophyllführende Gewebe auf drei Zellagen beschränkt, die das Mesophyll zwischen den Epidermen, die bekanntlich den Charakter von Wasserspeicherzellen zeigen, bilden. Die äußerste Zellage unter der oberen Epidermis hat die Form kurzer Palisaden, und stellt wohl die spezifisch assimilierenden Zellen vor. Die folgende erscheint an Querschnitten aus isodiametrisch rundlichen Zellen aufgebaut und ist stets am stärkereichsten. Die unterste besitzt etwas weniger Stärke, doch stets beträchtlich mehr als die Palisaden. Sie ist reicher an Interzellularen; an Querschnitten erscheinen die Zellen bald mehr minder isodiametrisch, bald parallel zur Blattfläche gestreckt. Flächenschnitte zeigen, daß dies kurz- aber mehrarmige Zellen mit großen Interzellularen sind, die Schwammparenchym darstellen, während die mittlere Zellage das Sammeln und Ableiten der Assimilate besorgt (vgl. das Bild eines Querschnittes in Fig. 1)[1]). Den gleichen Bau zeigen häufig die grünen Partien panaschierter Blätter.

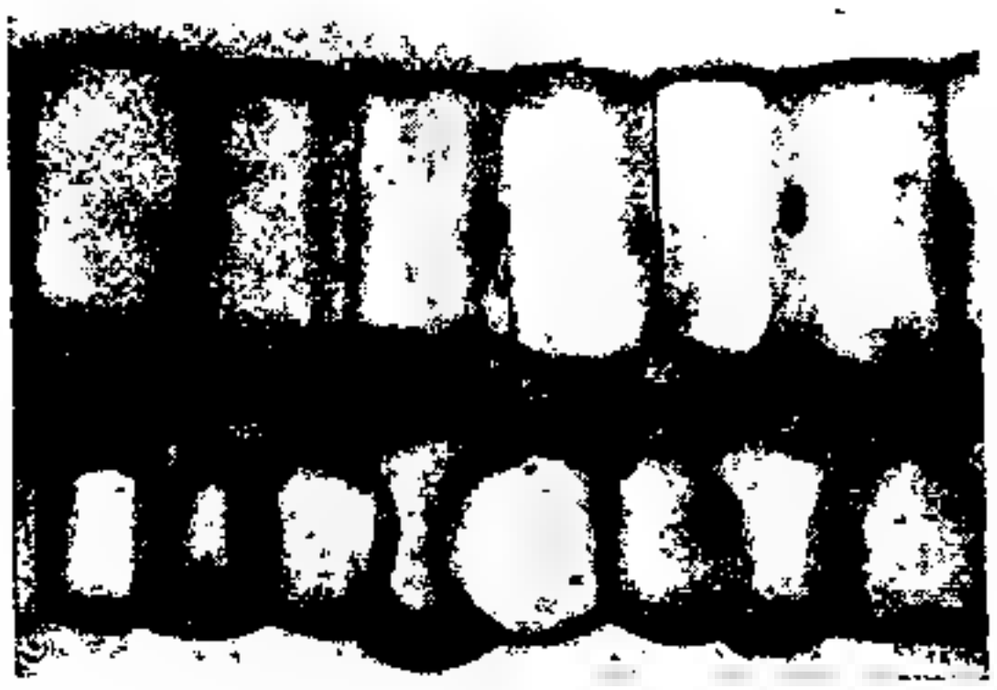
Textfig. 1.

Auch an den albikaten Stellen solcher sind alle drei Zellagen des Mesophylls vorhanden, aber von einander kaum verschieden. Speziell die oberste, den Palisaden entsprechende Zellage, erscheint von der zweiten in nichts verschieden, während die dritte, wie im normalen Blatte, durch Reichtum und Größe der Interzellularen ausgezeichnet bleibt (vgl. Fig. 2)[2]). Die Blattquerschnitte haben an den albikaten Stellen

1) Die mikrophotographische Aufnahme ist von einem mit Javelle'scher Lauge behandelten, mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbten Schnitte gemacht worden. Die Stärke im grünen Gewebe war erhalten geblieben; von der oberen Epidermis sind nur die an die Palisadenschicht ansetzenden Wände erhalten.

2) Diese Aufnahme ist von einem Schnitte durch ein in Alkohol von 96 %

geringere Höhe gegenüber den grünen, was auf dem Mangel an Palisaden, überhaupt kleinzeiligeres Mesophyll, teilweise auch auf geringere Höhe der Epidermiszellen zurückzuführen ist. Zwischen den albikaten Partien und den normal grünen kommen aber Übergänge vor, insofern als stellenweise eine oder zwei Schichten des Mesophylls chlorophyllfrei sind, zwei oder eine aber noch Chlorophyll führen. Es schiebt sich dann eine breitere oder schmälere Schicht grüner Zellen zwischen chlorophyllfreie ein. Diese Partien stellen meist den Übergang zu rein albikaten dar. Die an diesen Übergangsorten vorhandenen grünen Zellen können bald der Palisadenschicht, bald der des Schwammparenchyms entsprechen. Die Folge dieser verschiedenen Mächtigkeit des chlorophyllführenden Gewebes in den grünen Teilen panaschierter Blätter ist es auch, daß die an solchen durchgeführte Jodprobe oft scheinbar nur geringe Stärkemengen nachweist, weil die nur eine Lage Chlorophyllzellen umfassenden Streifen in hellerer blauer Tönung erscheinen; tatsächlich ist aber der Stärkegehalt der grünen Zellen bei günstiger Beleuchtung der Pflanzen stets ein hoher. Das Mesophyll der albikaten Stellen enthält keine Stärke. Daß keine Assimilationsstärke in ihnen vorkommt, ist klar. Doch könnte aus zugeführtem Zucker entstandene Stärke in Leukoplasten vorhanden sein. Tatsächlich fand ich in diesem Mesophyll aber überhaupt keine Plastiden. Der in Textfig. 2 abgebildete Querschnitt (wie Fig. 1 eine mikrophotopraphische Aufnahme) entstammt in Alkohol eingelegtem Material. Der Schnitt wurde mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt. Man sieht im Mesophyll nur Zellkerne, von Plastiden keine Spur. Trotzdem möchte ich ihr Fehlen bei der bekannten Labilität mancher Leukoplasten absolut nicht behaupten, zumal die exakteren Fixierungsmethoden nicht Anwendung fanden. Für die Ziele dieser kleinen Untersuchung erschien dies nicht geboten. Doch ist darauf hinzuweisen, daß die bekannten Leukoplasten in den Epidermiszellen der Tradeskantien, an dem gleichen Material auch an den albikaten Partien, erhalten blieben[1]).



Textfig. 2.

gehärtetes Blatt gewonnen. Der Schnitt wurde mit Hämatoxylin nach Corazzini gefärbt, die Zellkerne, in den Epidermen auch Leukoplasten, sind sichtbar.

1) Daß die Leukoplasten in der Epidermis von Trandescantia albiflora (= Tr. Fluminensis), bei guter Beleuchtung der Pflanzen, Stärke führen, ist schon von

Bezüglich des Vorkommens von Leukoplasten in den albikaten Geweben panaschierter Pflanzen herrschen ja nach den Angaben, die sich in der Literatur finden, weitgehende Verschiedenheiten. Bei den weißrandblätterigen Pelargonien sind nach Baur[1]) in den albikaten Partien farblose Chromatophoren vorhanden, die aus Zucker Stärke zu bilden vermögen. Vielfach geht aber nach Zimmermann[2]) den Chromatophoren bei einigermaßen starker Chlorose nicht nur das Vermögen zu assimilieren ab, sondern sie vermögen auch nicht aus zugeführtem Zucker Stärke zu bilden oder besitzen diese Fähigkeit in nur sehr beschränktem Maße. Und ähnliche Abstufungen scheinen bei den Chromatophoren panaschierter Pflanzen, bei denen nicht Eisenmangel Ursache der Albicatio ist, vorzuliegen, bis zu dem von Zimmermann erwähnten Extrem, daß in vielen Fällen eine gänzliche Zerstörung der Chromatophoren innerhalb der albikalen Teile stattfindet[3]).

Bemerkenswert ist, daß auch an den albikaten Teilen der Tradeskantien die Spaltöffnungen Chlorophyll führen. Bei den weißrandblätterigen Pelargonien haben die Schließzellen der Spaltöffnungen und zwar nicht nur am weißen Rande, sondern überhaupt farblose Chromatophoren[4]). Nach Baur sind diese Pelargonien Periklinalchimären; auch die grünen Blatteile sind von einem Mantel chlorophyllfreier Zellen umgeben, dessen Charakter auch die äußerste Zellage, aus der Epidermis und Spaltöffnungen hervorgehen, somit aufweist.

Nach diesen Vorbemerkungen mögen die durchgeführten Versuche geschildert werden.

Zimmermann nachgewiesen worden. Ich fand das auch für die Leukoplasten in den Epidermiszellen der albikaten Partien zutreffend. Es ist also die Darstellung mancher Lehrbücher (z. B. Frank, Lehrbuch der Botanik, Bd. I, pag. 43), daß den Leukoplasten in den Epidermiszellen allgemein das Vermögen abginge, aus zugeleiteten Assimilaten Stärke zu bilden, nicht zutreffend. Für das Fehlen von Plastiden im Mesophyll der weißen Blattpartien der Tradescantia spricht auch, daß das Betupfen solcher mit 1%iger Eisenchloridlösung zu keinem Ergrünen führt (vgl. Zimmermann, pag. 28 in der unter Fußnote 3 genannten Abhandtung).

1) Erwin Baur, Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort." von Pelargonium zonale (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, pag. 334).

2) Albrecht Zimmermann, Über die Chromatophoren in chlorotischen Pflanzen (Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Tübingen 1893, pag. 29).

3) Ebendort, Fußnote pag. 30.

4) Baur, a. a. O.

Erster Versuch.

Von den stark panaschierten Tradeskantien. die im Warmhause üppig gedeihen, wurden am 21. März 1914 zwei Töpfe mit Stecklingen beschickt, der eine Topf auf den früher erwähnten, bezüglich des Lichtgenusses schlecht situierten Blumentisch gestellt, der andere auf einen Ständer, der eine üppig gedeihende Phönix trägt. Hier sind die Lichtverhältnisse günstiger, direktes Licht kommt zu den Pflanzen vom Süden und Westen; das nächste Südfenster ist 2½ m, das Westfenster ¾ m vom Pflanzenständer entfernt.

Die erste Prüfung der Pflanzen erfolgte am 23. Juli und ergab folgenden Befund:

Topf am Blumentisch. Die vier Stecklingstriebe sind im ganzen wenig gewachsen, was bei den schlechten Lichtverhältnissen und ihrem stark panaschierten Laub erklärlich erscheint. Reaktionen in dem Sinne, daß die neuen Blätter kleiner wurden und die Panaschierung zurückging, sind aber fast an allen Trieben vorhanden.

Die Verhältnisse seien durch Vorführung des Stecklingstriebes Nr. I im Bilde erläutert (Fig. 1, Taf. III). Das Bild ist eine photographische Reproduktion eines an 24. Juli aufgenommenen Aquarells[1]). Zunächst sieht man die Einwirkung der ungünstigen Verhältnisse in der Verkleinerung der Blätter, an den letzten aber auch schon den vollkommenen Ausfall chlorophylloser Partien. Die Abgrenzung der unter guten Verhältnissen erwachsenen Blätter jener, die der Trieb besaß, als er als Steckling verwendet wurde, von den am ungünstigen Orte hinzugekommenen, tritt scharf hervor.

Der Steckling Nr. II zeigte eine sehr merkliche Verminderung der weißen Streifen an den letzten Blättern. Der Steckling Nr. III hatte am vorletzten Blatte nur zwei schmale weiße Streifen, das letzte, verzwergte Blatt war rein grün. Steckling Nr. IV blieb ohne Reaktion, da die Endknospe abgestorben war.

Topf am Palmenständer. Den besseren Lichtverhältnissen entsprechend, waren die Stecklinge hier bedeutend stärker gewachsen, hatten alle die doppelte Länge und mehr gegenüber dem Ausgang erreicht. Ein Rückgang der Panaschierung war indessen an den meisten vorhanden, die obersten Blätter zeigten nur mehr schmale, weiße Streifen. Der Rückgang in der Größe war geringer als bei den Stecklingen am Blumentisch.

1) Die Aufnahme bringt das Objekt etwas unter der natürlichen Größe.

Zweiter Versuch.

Das Ausgangsmaterial zu diesem wurde dem Topf am Palmenständer entnommen. Eingeleitet wurde er am 20. Oktober 1914 mit vier Stecklingen, von denen jeder gesondert in ein Töpfchen mit Sand gesetzt wurde. Die verwendeten Sproße I—IV wurden ferner von der wissenschaftlichen Hilfsarbeiterin am Institut gezeichnet und koloriert[1]). An allen Sprossen war, wie oben erwähnt, eine bedeutende Verkleinerung der Blätter (gegenüber jenen zu Beginn der Versuche, 21. März 1914) ersichtlich; die Panaschierung war aber, wenn auch merklich zurückgegangen, doch auch an den letzten Blättern der Sprosse I, III und IV noch vorhanden, während bei Sproß II die letzten Blätter keine weißen Streifen mehr aufwiesen.

Die Fragestellung bei diesem Versuche war die, wie weit und wie rasch die Blätter zur normalen Größe zurückkehren, wie weit die Panaschierung vorschreitet, wenn die Stecklinge wieder in die günstigsten Verhältnisse gebracht werden. Die vier Töpfchen kamen in die Abteilung des Warmhauses, die vorzüglich Farne und Bromeliaceen beherbergt. Wärme, feuchte Luft und gutes Licht standen den Stecklingen hier zur Verfügung.

Das Ergebnis war bald erzielt und bezüglich der Sprosse I, III und IV wesentlich übereinstimmend. Schon am 19. November, also nach Monatsfrist, konnte festgestellt werden, daß ein rascher Zuwachs erfolgte, die neu gebildeten Blätter ersichtlich Vergrößerung der Fläche und beträchtliche Zunahme der Panaschierung aufwiesen. Ich brauche auf die genauen Buchungen, die am 19. November gemacht wurden, nicht einzugehen. Am 31. Dezember wurden diese drei Stecklinge in natürlicher Größe photographisch aufgenommen und zwar so, daß die obersten Blätter, die zu Beginn des Versuches am 20. Oktober 1914 vorhanden waren, mit dem von da ab zugewachsenen Sproß auf die Platte kamen. Bei der weitgehenden Übereinstimmung, die die Sprosse I, III und IV zeigten, wird es genügen, wenn ich das Bild des einen (IV) in Fig. 2, Taf. III vorführe.

Wir sehen am Bilde, mit Marke bezeichnet, links das vorletzte Blatt; darüber rechts das letzte, das zu Beginn des Versuches vorhanden, aber noch nicht völlig ausgewachsen war. Bis 19. November (auch eine an diesem Tage gemachte photographische Aufnahme liegt vor) waren die zwei folgenden Blätter fertig ausgebildet, das dritte erst zu schwach

1) Fräulein Paula Würtele hat mich auch sonst bei dieser kleinen Untersuchung bestens unterstützt.

halber Größe. Man sieht schon am erst hinzugekommenen Blatte die merkliche Zunahme der Größe; mit dem zweiten ist schon eine den Bedingungen entsprechende Normalgröße erreicht, die dann ungefähr herrschend bleibt. Eine Vermehrung der Panaschierung tritt deutlich hervor. An dem mit Marke versehenen Blatte ist das chlorophyllfreie Gewebe nur durch einen schmalen Streifen in der Mitte, und sehr feine Streifen, die erst im durchfallenden Lichte recht deutlich wurden und wie Nerven erscheinen, vertreten. Schon das folgende, zu Beginn des Versuchs nicht völlig ausgewachsene Blatt, zeigt eine merkbare Verstärkung der Streifen und die zunehmende Verbreiterung derselben an den später entstandenen ist deutlich zu verfolgen. Allerdings ist der Verlauf der Erscheinung nicht so, daß die weißen Areale von Blatt zu Blatt regelmäßig gesteigert werden. Wir sehen an den neu zugewachsenen Blättern, daß auf das dritte, mit starker Panaschierung, das vierte mit merklich geringerer, und auf dieses wieder das fünfte mit besonders starker folgt. Ganz ist das Verhalten eben nicht nur von den äußeren, dem Bestand der Panaschierung günstigen Verhältnissen abhängig. Es hängt teilweise auch ab von der Zahl der in der embryonalen Anlage des Blattes vorhandenen chlorophyllfreien Zellen, solange solche überhaupt in den Anlagen und den sie erzeugenden Vegetationspunkten noch erhalten sind. Auf solche Weise ist auch das breite weiße Band zu erklären, das unter dem untersten Blatte in Fig. 2 sichtbar ist. Dieses Blatt ist noch in der Periode, in welcher die Pflanze den minder günstigen Verhältnissen am Palmenständer ausgesetzt war, entwickelt worden. Dies kommt in der Blattgröße deutlich zur Ausprägung. Das auffällig breite Band in der unteren Blatthälfte ist aber auf einen ungewöhnlich starken Anteil chlorophyllfreier Zellen bei der embryonalen Anlage des Blattes zurückzuführen.

Abweichend von dem Verhalten der Stecklinge I, III und IV war das Verhalten des Stecklinges II. Dieser war schon zur Zeit der Einleitung des Versuches von den übrigen dadurch verschieden, daß seine Blätter nur wenige chlorophyllfreie Stellen aufwiesen, solche den obersten nahezu ganz fehlten. Die bis Ende des Versuches neu gebildeten Blätter dieses Stecklings entbehrten der Streifung völlig; ihre Größe nahm in gleicher Weise zu, wie bei den Stecklingen I, III und IV, die Panaschierung war aber völlig geschwunden. Schon am 18. November waren neun Blätter zugewachsen, denn, wie die anderen Stecklinge, hatte auch dieser unter den günstigen Bedingungen nicht nur den Haupttrieb weiter gebildet, sondern auch Seitensprosse entwickelt. Der eine

Seitensproß entsprang noch der Achsel eines mit drei weißen Streifen versehenen Blattes, seine Blätter aber waren rein grün.

In eine Erörterung der Ergebnisse will ich erst nach Besprechung des letzten, dritten Versuches eintreten.

Dritter Versuch.

Zu diesem wurden vier Stecklinge benutzt, die einem Topfe mit stark panaschierten Tradeskantien entnommen wurden. Der Topf kam am 23. Juli 1914 aus dem Gewächshaus und dann auf den Blumentisch in die lichtarme Ecke. Hier hatten sich die schon geschilderten Erscheinungen: Rückgang der Blattgröße, starkes Zurücktreten der Panaschierung, auch völliger Schwund derselben eingestellt. Der Versuch wurde am 4. Januar 1915 eingeleitet. Jeder der Stecklinge kam in ein besonderes Töpfchen, sein Aussehen, Maße der vorhandenen Blätter wurden gebucht, der eine (IV) auch photographiert; die Töpfe wurden dann in das Warmhaus, in die Abteilung mit Farnen und Bromeliaceen, gebracht.

Vorerst möge eine kurze Charakteristik über die Verhältnisse der verwendeten Stecklinge, zu Beginn des Versuches, gegeben werden.

Steckling Nr. I. 10 Blätter sind vorhanden, die drei untersten groß, stark panaschiert — noch unter guten Lichtverhältnissen, die sieben übrigen am Blumentisch in der lichtarmen Ecke entstanden, letztere zeigen abnehmende Größe und Zurücktreten des weißen Gewebes. Die zwei vorletzten Blätter haben noch je zwei feine, weiße Streifen, das letzte Blatt ist ganz grün. Die obersten Internodien etwas verlängert (Etiolement infolge relativ großer Wärme, starker Boden-(Topf)-Feuchtigkeit und schlechten Lichtes).

Für diesen Sproß gebe ich auch die Maße der Blätter (Länge : Breite),, von unten nach oben folgend, als Beispiel an: 1. 3,7 : 1,4 cm, 2. 4,1 : 1,9, 3. 4,45 : 1,8, 4. 2,9 : 0,9, 5. 1,95 : 0,6, 6. 1,5 : 0,6, 7. 1,8 : 0,65, 8. 2,25 : 0,75, 9. 2,3 : 0,9, 10. 1,25 : 0,55.

Man sieht, daß auf das Einstellen des Topfes in die lichtarme Ecke rasch ein Sinken der Blattgröße (4.) eintritt, das sich dann steigert (5., 6.); bei dem 7. Blatte tritt wieder ein geringes Größerwerden der Blätter ein. Diese Zunahme der Blattgröße steht offenbar in Zusammenhang mit der das Wachstum befördernden Wärme, die, nach Eintritt der Beheizung im Institute, erhöht war.

Die Angaben über die folgenden Stecklinge will ich beschränken.

Steckling Nr. II. Er besaß neun Blätter; die ersten beiden waren groß und noch unter den günstigen Verhältnissen gebildet; das eine wenig,

das andere sehr stark panaschiert. Der Abfall in der Größe bei den weiteren Blättern war bedeutend, so auch das Zurücktreten des chlorophyllfreien Gewebes. In kleinstem Ausmaße war solches jedoch noch an den letzten Blättern vorhanden.

Steckling Nr. III. Von den neun Blättern waren vier groß und noch unter den günstigen Verhältnissen des Warmhauses erstanden, die ersten drei stark panaschiert, das vierte mäßig; die weiteren fünf Blätter zeigten starkes Sinken der Größe. Panaschierung war noch am fünften vorhanden, an den letzten vier fehlte sie. Angabe über die Größenverhältnisse der Blätter: 1. 3,5 : 1,6, 2. 2,8 : 0,9, 7. 1,7 : 0,7,

Steckling Nr. IV. Von diesem wurde zur Zeit des Versuchsbeginnes (7. Januar 1915) eine photographische Aufnahme gemacht, die in Fig. 3, Taf. IV vorliegt. Man sieht die starke Panaschierung der drei untersten Blätter und ihre bedeutende Größe. Sie waren im Warmhaus entstanden, die übrigen sieben unter den ungünstigen Verhältnissen am Blumentisch. An ihnen tritt die im allgemeinen sinkende Blattgröße hervor (ein geringes Anwachsen wieder bei Blatt *e* und *f*, aus den gleichen Ursachen, die bei Steckling Nr. I erwähnt wurden), und ebenso der Rückgang der Panaschierung. Die weißen Streifen an den Blättern werden immer schmäler, sinken bei *e* und *f* zu zarten, weißen Linien und fehlen am obersten Blatte *g* gänzlich.

Die Ergebnisse mit diesen vier Stecklingen waren einheitlich und können gemeinsam besprochen werden, gestützt auf die Befunde, die sie zeigten, nachdem sie vom 8. Januar 1915 bis 8. März 1915 im Warmhaus gestanden waren. Ein bemerkenswertes Wachstum hatte jeweils nur das zu Versuchsbeginn oberste Blatt erfahren.

Die Größe der neuen Blätter nahm, sich von einem zum anderen steigernd, zu. Alle entbehrten vollständig der Panaschierung, das gilt sowohl für die an der Hauptachse, als auch für die an Seitenachsen entstandenen. (Mit Ausnahme von Steckling III hatten alle auch zwei Seitensprosse entwickelt.)

Der Erfolg dieses Kulturversuches war also von dem des zweiten (wenn wir von diesem den Steckling Nr. II ausnehmen) wesentlich verschieden. Beim zweiten trat nach Übertragung der Versuchsstecklinge in die günstigen Verhältnisse des Warmhauses wieder eine beträchtliche Förderung der Panaschierung ein. Beim dritten blieb sie völlig aus, war die Panaschierung gänzlich ausgetilgt, waren die neuen Zuwüchse gewissermaßen nur Rückschläge zur gewöhnlichen, grünen Tradescantia Fluminensis.

Die Ergebnisse des dritten Versuches finden ihre bildliche Darstellung in der photographischen Wiedergabe des Stecklings Nr. IV vom 8. März 1915 (Fig. 4, Taf. IV), die den Vergleich mit der Aufnahme zu Beginn des Versuches vom 7. Januar 1915 gestattet. In den Bildern sind die einander entsprechenden Blätter mit gleichen Buchstaben bezeichnet. Man sieht die vom 1. Januar bis 8. März neu zugewachsenen Blätter, auch die von den ausgewachsenen Seitensprossen gebildeten. Letztere entsprangen den Blättern *e* und *f* des Stecklings, die noch zarte Streifen chlorophyllfreien Gewebes besaßen.

Wir treten in eine Erörterung der Versuche ein; die Erklärung der Ergebnisse scheint keine Schwierigkeiten zu bieten. Schon Sachs[1]) hat bei Darlegung der „Jodprobe" nachgewiesen, daß die chlorotischen Stellen in panaschierten Blättern keine Stärke nachweisen lassen, daß die Plastiden in den Zellen der weißen Gewebepartien das Vermögen Stärke zu bilden, nicht besitzen[2]). Die farblosen Gewebsanteile weißgrüner Blätter zehren gewissermaßen von den Assimilaten, welche die grünen Gewebe schaffen; sie bedürfen ihrer zum Aufbau in gleicher Weise wie die Organe eines chlorophyllfreien Schmarotzers oder einer chlorophyllfreien Humuspflanze, einerseits die Assimilationsprodukte des Wirtes, andererseits die vorgebildeten, plastischen Stoffe des Humus zu ihrer Existenz. Die Ausbildung panaschierten Laubes erscheint daher von vornherein als ein Luxus, als eine Kraftverschwendung, welche sich die Pflanze nur unter günstigen Lebensverhältnissen, wo sie gewissermaßen einen Überschuß an Baustoff von Assimilaten erzeugt, leisten kann.

Da die assimilatorische Arbeit des Chlorophylls an das Licht gebunden ist, seine Leistung im allgemeinen der Intensität des Lichtes parallel geht, also bei schwacher Belichtung gering wird, erscheint es verständlich, daß die Pflanze in solchem Falle den Luxus beschränkt und von ihm schließlich gänzlich absieht. Es erscheint also vollständig naturgemäß, daß unsere stark panaschierten Tradeskantien in der geringen Beleuchtung, am Blumentisch in der Fensterecke, die Panaschierung rückgebildet haben und endlich völlig aufließen.

Die embryonale Anlage des Blattes erhält bei panaschierten Pflanzen

---

1) Ges. Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, Bd. I, pag. 359 (Ein Beitrag zur Ernährungstätigkeit der Blätter).

2) Gemeint ist natürlich Assimilationsstärke. Daß diese Plastiden da und dort aus zugeführtem Zucker noch Stärke erzeugen können, wurde erst später erkannt. Vgl. die Ausführung pag. 4.

einen größeren oder geringeren Anteil chlorophyllfreier Zellen[1]). Sind die Verhältnisse günstig, so erhalten diese von dem Überschuß der Assimilate der grünen Anteile so viel, daß auch sie sich vermehren können und parallel mit den grünen Anteilen der Blattanlage wachsen. Versetzt man die Pflanze bezüglich der Beleuchtung in ungünstigere Verhältnisse, so hört die Erzeugung eines Überschusses in den grünen Geweben auf, oder wird stark vermindert. Zunächst können vielleicht noch im Sproß aufgestapelte Speicherungen herangezogen werden. Die weißen Partien werden zwar schon eingeengt, aber doch noch leidlich ernährt, so daß einigermaßen eine Vermehrung stattfindet. So lagen die Verhältnisse wohl für das Blatt *a* in Fig. 3, Taf. IV das erste Blatt, das bei seiner Entwicklung schon unter ungünstiger Beleuchtung stand. Weiterhin wird die Vermehrung des chlorophyllfreien Gewebes immer mehr eingeengt. Seine Zellen vermehren sich spärlich, in der Längsrichtung bleiben die Teilungen länger erhalten als in der Querrichtung; die weißen Streifen in den Blättern werden enger und enger. Zugleich wird infolge der mangelnden Ernährung des weißen Gewebes auch der Anteil, den die chlorophyllfreien Zellen in den Vegetationspunkten haben, ständig vermindert und ebenso in den embryonalen Anlagen der Blätter. Schließlich führt das zur völligen Ausmerzung der assimilationsunfähigen Zellen.

Von diesen Gesichtspunkten aus sind auch die Ergebnisse vollständig klar, welche die Stecklingskulturen mit längerer Zeit in schlechter Beleuchtung gewachsenen Pflanzen, bei Wiedereintreten günstiger Licht- und Wachstumsverhältnisse ergaben. Auch das anscheinend widersprechende Ergebnis der Kulturen II und III ist verständlich.

In der Kultur II war in den Stecklingen Nr. I, III und IV das chlorophyllfreie Gewebe aus den Vegetationspunkten noch nicht völlig ausgeschaltet. Unter den günstigen Bedingungen, die mit dem Übertragen der Stecklinge in das Warmhaus eintraten, fielen auch für dieses Gewebe wieder vermehrt Baustoffe ab. Die Panaschierung nahm allmählich zu und erreichte abermals, sozusagen, den normalen Grad, den die panaschierte Form der Tradescantia Fluminensis unter den günstigen Bedingungen der Warmhauskultur zeigt.

---

2) Die Verhältnisse in den Vegetationspunkten sind offenbar ähnlich, wie bei den „Varietates albomarginatae Hort." von Pelargonium zonale, besonders in jenem, die Sektorialchimären angehören. Es sei auf die so klaren und übersichtlichen Ausführungen E. Baur's in seiner Abhandlung: „Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae Hort." von Pelargonium zonale" (Zeitschrift für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, Bd. I, H. 4) verwiesen.

In der Versuchsreihe III war hingegen in der Hungerperiode, welche die Pflanzen durchmachen mußten, das chlorophyllfreie Gewebe der Vegetationspunkte völlig ausgemerzt worden. Die Stecklinge konnten auch unter den günstigen Verhältnissen des Warmhauses nicht mehr zur Panaschierung zurückkehren; die Blätter vergrößerten sich wohl wieder, aber ihr Mesophyll war jetzt nur aus grünen, chlorophyllhaltigen Zellen aufgebaut. Das gleiche spielte sich bei dem Stecklinge Nr. II der zweiten Kultur ab.

So erschienen die gemachten Beobachtungen und die bei den Versuchen erzielten Ergebnisse als Prozesse, die sich mit Notwendigkeit abspielen, die aber gleichzeitig für die Pflanze ökonomisch vorteilhaft und für die Erhaltung der Art günstig sind.

Wie weit andere Pflanzen mit panaschiertem Laube durch Verminderung der Lichtintensität zur Rückbildung oder Ausmerzung der chlorophyllfreien Gewebsanteile gebracht werden können, müssen erst erweiterte Versuche zeigen. Von größerem Interesse wäre zunächst eine Untersuchung der „weißrandblätterigen" Pelargonien, die nach Baur „Periklinalchimären" sind. Lassen sich auch bei diesen die peripheren, mantelartig den Vegetationspunkt deckenden, albikaten Gewebe zum Schwinden bringen und treten grüne Zellen als Bildner der Epidermis und der darunter liegenden Schichten an ihre Stelle? Handelt es sich auch hier um eine Ausmerzung der weißen Hüllschichten durch Überwucherung der grünen, oder können allenfalls die Leukoplasten besitzenden weißen Anteile zur Ausbildung von Chloroplasten veranlaßt werden? Letzterer Fall erscheint wohl sehr unwahrscheinlich und ist bei den Tradeskantien gewiß ausgeschlossen. Daß aber derartiges, wenn schon durch andere Außenbedingungen hervorgerufen, auch eintreten kann, zeigt das Nachstehende.

Über einen Fall, wo die Panaschierung des Laubes durch Erhöhung der Temperatur zum Schwinden gebracht wird, berichtete in jüngster Zeit Figdor, wie ich dem Anzeiger[1]) der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien entnehme. Die Mitteilung betrifft die Panaschüre der Funkia undulata var. vittata, einer Kulturform der F. lancifolia Spreng. und berichtet: „Es wurde der experimentelle Nachweis erbracht, daß die Temperatur die Erscheinung der Panaschüre beeinflußt. Dieselbe

1) Jahrg. 1914, Nr. XXVI. Sitzung der mathemat.-naturwiss. Klasse vom 10. November 1914. Die Abhandlung, die zur Vorlage kam, hat den Titel „Über die panaschierten und dimorphen Laubblätter einer Kulturform der Funkia lancifolia Spreng." Sie scheint zurzeit (22. Mai 1915) noch nicht gedruckt vorzuliegen.

tritt in auffälligster Weise bei verhältnismäßig niedriger Temperatur (9 –13° C) zutage, während höhere Temperaturen (20—25° C), die anfänglich gelblichweißen Streifen der Blätter nach Verlauf kurzer Zeit gelblichgrün und schließlich ganz grün ausfärben."

Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei der panaschierten Tradescantia die Temperatur auf den Rückgang und die Ausmerzung der albikaten Gewebe Einfluß hat. Wenn aber, so nicht eine erhöhte, wie in dem von Figdor beobachteten Falle, sondern eine relativ niedrige. Die vorausgehend mitgeteilten Beobachtungen und Versuche gaben nicht Anlaß zu einer solchen Annahme. Diese wurde vielmehr durch eine Beobachtung geweckt, die ich an einem üppigen Stock der panaschierten Tradescantia in meiner Privatwohnung machte. Dieser stand über Winter im Erker eines Zimmers, das nur ausnahmsweise geheizt wurde, für gewöhnlich Wärme nur aus dem beheizten Nachbarraum erhielt. Der Erker, mit einem großen Frontfenster nach Norden und je einem schmalen nach Westen und Osten, bot der Pflanze, die unmittelbar an dem Nordfenster auf einem Ständer stand, nicht ungünstige Beleuchtung; die Temperatur in demselben mochte aber selten über 10° C betragen haben. Die panaschierten Tradeskantien haben aber an ihren letzten Zuwüchsen nahezu ausschließlich rein grüne Blätter. (Ihre Zahl schwankt von drei bis sechs, beobachtet am 8. April 1915.) Es ist möglich, daß die relativ tiefe Temperatur des Standortes einen Einfluß auf diesen Rückschlag hatte. Erwiesen müßte dies erst durch eigens angestellte Versuche werden. Trotz des scheinbar guten Lichtes ist es mir doch wahrscheinlicher, daß dieses nicht die genügende Intensität besaß, zumal Sonnenschein fehlte und der Himmel ab Beginn Januar meist bedeckt war[1]). Pflanzen reagieren ja auf außerordentlich feine Lichtdifferenzen. Erst kürzlich habe ich dafür wieder einen verblüffenden Beleg gefunden, der die Keimung der Mistel betrifft. Ein auffallend geringer Lichtentzug, den bisher sicher niemand so eingeschätzt hätte, genügt schon, um die Keimung ihrer Samen außerordentlich zu verzögern, oder ganz zu hemmen. Ich werde darauf bei Mitteilung einer anderen Studie eingehend zurückkommen.

1) Überdies ist ja von den Untersuchungen Detlefsen's (Arbeiten des bot. Instituts in Würzburg 1884, Bd. III, pag. 88) her bekannt, daß schon eine scheinbar gut situierte Pflanze, am Fenster stehend, nur von der Hälfte der Himmelskugel, also nur halb soviel diffuses Licht erhält als an einem freien Standorte. Mit der Entfernung vom Fenster fällt die Beleuchtung aber außerordentlich rasch. Nach der Berechnung des Genannten ist für ein Fenster von 2 m Höhe, 1,5 m Breite der Pflanze, die 0,5 m vom Fenster entfernt ist, bereits nur 0,3 jener Lichtmenge geboten, die ein völlig freier Standort gewährt.

Übrigens sind die Rückbildungen und das Verschwinden der Panaschüre bei Tradescantia Fluminensis var. albo striata und bei Funkia undulata var. vittata durchaus nicht in Parallele zu setzen, sondern grundverschieden. Bei ersterer handelt es sich um eine ständige Verminderung und schließlich völlige Ausmerzung der albikaten Zellelemente; sie werden unterdrückt, keineswegs aber etwa umgewandelt in ergrünende. Bei Funkia ist aber das Verschwinden der Panaschüre auf Grünwerden der früher gelblichweißen Gewebe beruhend; die erhöhte Temperatur führt hier zum Ergrünen der früher offenbar — sehr chlorophyllarmen oder grüner Pigmente ganz entbehrenden Chromatophoren[1]). ein Ausmerzen von Gewebselementen findet dabei nicht statt.

Noch wäre zu bemerken, daß die Notwendigkeit guter Beleuchtung zur Erhaltung der Panaschierung bei Tradescantia den Gärtnern bekannt zu sein scheint. Ein Handelsgärtner, mit dem ich sprach, sagte, daß bei schlechtem Lichte alle „zurückschlagen". Dasselbe soll nach diesem Gewährsmann auch bei den weißrandblätterigen Pelargonien der Fall sein. Von anderer Seite sollen mit diesen in unserem Institute Versuche aufgenommen werden[2]).

Zusammenfassung.

Die panaschierte Form der Tradescantia Fluminensis geht bei geminderter Beleuchtung zur Bildung rein grüner Blätter über. Der Vorgang vollzieht sich allmählich und zwar sinkt auf solchem Standorte sowohl die Blattgröße ständig, als auch die Breite der weißen Streifen. Diese werden immer schwächer und verschwinden endlich ganz.

---

1) Ein völliger Mangel der Pigmente in den Plastiden der albikaten Anteile des Funkiablattes scheint nicht vorhanden zu sein, wofür die „gelblichweiße" Färbung dieser Anteile spricht. Man vergleiche, was Baur über die Verschiedenartigkeit der Albicatio l. c. 330 mitteilt. Bei Funkia undulata var. vittata sind vermutlich Chromatophoren vorhanden, die nur die gelben Farbstoffe, oder die gelben unvermindert, die grünen aber nur in Spuren enthalten. Die Temperatursteigerung führt zur Bildung oder Vermehrung der letzteren.

2) Diese Versuche wurden von Prof. Ad. Wagner inzwischen durchgeführt, ergaben aber, daß die verwendete Weißrand-Pelargonien-Sorte keineswegs in so einfacher und zweckmäßiger Weise auf geminderten Lichtgenuß reagiert, wie die panaschierte Tradeskantie. Die Pflanzen erwiesen sich zwar als im höchsten Maße lichtbedürftig, antworten auf geringen Lichtentzug durch für die Dikotylen typische Etiolementerscheinungen, überaus starke Verlängerung der Blattstiele und größte Verminderung der Blattspreiten. Aber so klein diese schließlich auch werden, den weißen Blattrand halten sie fest.

Diese Reaktion erscheint als eine notwendige und zugleich für die Erhaltung der Art günstige Folge des den albikaten Teilen fehlenden Vermögens CO_2 zu assimilieren. Die chlorophyllfreien Zellen leben gewissermaßen parasitisch von dem Überschuß an Assimilaten, welchen die grünen Gewebe bei guten Lebensbedingungen erarbeiten. Unter schlechten fällt für die albikaten Zellen wenig und schließlich nichts mehr ab, ihre Vermehrung wird vermindert und endlich ganz unterbunden. Früher oder später hat sich ihre völlige Ausmerzung aus den embryonalen Blattanlagen und den Vegetationspunkten der Sprosse vollzogen.

Bringt man Stecklinge von Pflanzen, die durch längere Zeit ungünstiger Beleuchtung ausgesetzt waren, in gute Licht- und Wachstumsverhältnisse (Warmhaus), so kann ihr dort erfolgender Zuwachs verschieden ausfallen. In jedem Falle steigt die Blattgröße wieder zu einem Normalmaß an, die Panaschierung aber kann: 1. ebenfalls sich wieder steigern und zur Stärke der normalen weißgestreiften Form von Tradescantia zurückkehren, oder 2. vollständig abhandenkommen.

Im ersteren Falle war während des Aufenthaltes am lichtarmen Standorte, in den Vegetationspunkten, nur eine starke Beschränkung der chlorophyllfreien Zellen, im zweiten bereits ihre vollständige Ausmerzung vor sich gegangen.

Innsbruck, Botanisches Institut der Universität, im Mai 1915.

Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis.

Von **P. N. Schürhoff.**

(Mit Tafel V.)

Das Vorkommen von Kernverschmelzungen in den vegetativen Zellen der höheren Pflanzen ist bereits in einer größeren Anzahl von Fällen festgestellt worden. Es sei nur erinnert an die Tapetenzellen der Antherenwandungen und an die von Němec[1]), Stomps[2]) und anderen beschriebenen Kernverschmelzungen in Wurzelspitzen. Im Endosperm wurden schon im Jahre 1880 Kernverschmelzungen bei Corydalis von Strasburger[3]) beschrieben und endlich sind die meisten der bisher als Amitosen angegebenen Fälle hierher zu rechen, z. B. die von v. Wasielewski[4]) durch Chloralisierung erzeugten Kernbilder und die Riesenkerne der Heterodera-Gallen, die von Tischler[5]) als Amitosen angesprochen wurden.

Betrachten wir im Gegensatz zu den vegetativen Kernverschmelzungen die Verhältnisse der bei der Befruchtung vorkommenden Kerne, so zeigen uns diese haploide, diploide und triploide Chromosomenzahlen: sofern Fremdbestäubung eintritt, wird das Verschmelzungsprodukt die Summe der Eigenschaften der Eltern zeigen unter Beachtung allerdings der dominierenden bzw. rezessiven Merkmale; es wird also ein mit einer neuen Mischung von Erbeinheiten versehener Kern gebildet. Anders verhält es sich bei Kernverschmelzungen von Kernen desselben Individuums. Hier findet keine Umstimmung der Erbmasse statt, sondern nur eine gleichartige Vermehrung derselben. Es handelt sich wohl stets um einen korrelativen Vorgang um Kernmasse zur Zellgröße in ein bestimmtes Verhältnis zu bringen. Daß auch auf anderem Wege eine Vermehrung der Substanz zustande kommen kann, wurde bei den haploiden Kernen im Embryosack von Lilium Martagon festgestellt. Dort erfahren

---

1) Němec, Das Problem der Befruchtungsvorgänge. Berlin 1910.

2) Stomps, Kerndeeling en Synapsis bij Spinacia oleracea L. Amsterdam 1910.

3) Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.

4) v. Wasielewski, Theoretische und experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Amitose. Leipzig 1902.

5) Tischler, Über Heterodera-Gallen an den Wurzeln von Circaea lutetiana L. (Ber. d. D. bot. Ges. 1901, Bd. XIX).

die Chromosomen der Antipodenregion bei einem der Teilungsschritte eine doppelte Längsspaltung, so daß auf diese Weise im Embryosack zum Teil diploide Kerne vorhanden sind[1]).

Eine Vorbedingung für das Zustandekommen von Kernverschmelzungen ist das Vorhandensein von mehrkernigen Zellen; diese entstehen durch Auflösung des Phragmoplasten in der Telophase, was wir am besten bei den Teilungen im Embryosack beobachten können. Außerdem können auch durch nachträgliche Auflösung der Zellmembranen die Zellen mehrkernig werden.

Die durch Verschmelzung entstandenen Kerne sind bereits an ihrer Größe kenntlich, ebenso sind auch die Zellen wesentlich größer als diejenigen mit einem normalen Kern.

Diese Kernverschmelzungen sind von besonderer biologischer Bedeutung, insofern, als sie im Stande sind, uns eine Brücke zu geben zu den besonderen zytologischen Verhältnissen, wie sie beim Befruchtungsvorgang sich abspielen. Wir können feststellen, daß das Ausbleiben der Scheidewandbildung in der Telophase ein unter normalen Bedingungen auch im vegetativen Gewebe zu beobachtender Vorgang ist und daß Kernverschmelzungen sehr leicht zustande kommen, ja daß das Vorkommen von mehreren Kernen in einer Zelle fast stets eine Verschmelzung der Kerne nach sich zieht.

Wenn einerseits im vegetativen Gewebe zwei oder mehrere diploide Kerne desselben Individuums miteinander sich vereinigen, so finden wir in der „Befruchtung“ des diploiden Endospermkernes den Übergang zur Vereinigung der haploiden Gameten. Beim Endospermkern verschmilzt bekanntlich ein haploider Kern mit dem diploiden Kern eines anderen Individuums. Es würde infolgedessen auch mit der Möglichkeit, daß diploide Kerne verschiedener Individuen verschmelzen können, ohne weiteres zu rechnen sein und, wie es Bastardendosperme gibt, könnten auf vegetativem Wege derartige Bastardierungen vorkommen; leider haben die sogenannten Pfropfbastarde keine Mischung ihrer Kerne vorgenommen, so daß wir eine derartige vegetative Bastardierung noch nicht kennen. Doch zeigt die Entstehung von Oenothera gigas[2]), daß aus einer diploiden Pflanze durch Mutation eine didiploide entstehen kann und auch durch Bastardierung wurde z. B. bei einem fertilen Exemplar

---

1) Strasburger, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung (Jahrb. f. wiss. Bot. 1908).

2) Gates, R. R., Pollenformation in Oenothera gigas (Annals of Bot. 1911) sowie Davis, B. M., Cytological studies on Oenothera (Annals of Bot. 1911).

von Primula Kewensis[1]) eine Verdoppelung der Chromosomenzahl erzielt, obwohl die Eltern und sterile Exemplare die normale Anzahl besaßen.

Andererseits zeigt das häufige Vorkommen von Apogamie bzw. nach Winkler somatischer Parthenogenesis, daß die Reduktionsteilung der Embryosackmutterzelle unterbleiben kann, so daß hier die Verhältnisse gegeben sind wie beim diploiden sekundären Embryosackkern und allerlei Vorbedingungen für die Entstehung neuer Arten gegeben sind.

So besitzen also die vegetativen Kernverschmelzungen eine große Wichtigkeit, da sie uns das Wesen der Befruchtung besser verstehen lehren und die Möglichkeit neuer Artbildungen vor Augen führen.

Ein besonders gutes Beispiel für vegetative Kernverschmelzungen konnte ich nun in den Sproßspitzen von Asparagus officinalis feststellen und zwar finden sich diese Kernverschmelzungen in den „Spargelköpfchen".

Ich benutzte als Material die oberen Teile der frisch gestochenen (marktfähigen) Spargel, fixierte sie in Chromessigsäure und färbte mit Safranin-Wasserblau.

Die Kernverschmelzungen von Asparagus führen zu außerordentlich großen Riesenkernen, wie uns z. B. Fig. 8 zeigt, in der zum Vergleich auch die normalen Nachbarzellen mit ihren Kernen gezeichnet sind. Die Größe der Riesenkerne nimmt mit der Entfernung vom Vegetationspunkte zu und die Kernbilder zeigen auch noch Verschmelzungen, wenn die einzelnen Kerne bereits eine außerordentliche Größe angenommen haben. Hieraus ergibt sich auch mit Bestimmtheit, daß diese Bilder keine Amitosen darstellen, denn in diesem Falle dürften gerade die älteren Kerne, die vom Vegetationspunkte weiter entfernt sind, keine derartig außergewöhnliche Größe haben, da die Kernmasse durch die voraufgegangenen Amitosen bereits reduziert sein müßte, auch wenn zuerst eine wesentliche Vergrößerung des Kernvolumens durch einfachen Riesenwuchs vorausgegangen wäre.

Bei älteren Zellen ließ sich feststellen, daß diese durch Auflösung der Zellwand mehrkernfg werden; ob dasselbe bei jüngeren Stadien auch stets der Fall war, ließ sich bisher nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die Kernverschmelzungen befinden sich nur in bestimmten Teilen des Gewebes und zwar stets in der Peripherie der jungen Gefäßbündel-

---

1) Digby, L., The cytology of Primula Kewensis and of other related Primula Hybrids (Ann. of Bot. 1912).

anlagen. Nachdem sie ihre Maximalgröße erreicht haben, beginnen die Kerne zu degenerieren und zwar findet man diese Stadien in etwa 1 cm Entfernung von der Sproßspitze.

Die Gefäßbündelanlagen heben sich in der Färbung von den umgebenden Zellen durch die Menge ihres Protoplasmas ab und auch durch das Fehlen von Interzellularräumen, sowie die prosenchymatische Natur ihrer Zellen. Diese dichten Stränge sind nun von einer einzellichen Schicht von Zellen umgeben, deren Nucleolus sich vergrößert zeigt und besonders intensiv gefärbt ist. Die „Nährzellen", wie ich sie im folgenden kurz bezeichnen möchte, nehmen schnell an Größe zu; sie sind, entsprechend dem Verlaufe des Gefäßbündels gestreckt und zeigen, je weiter sie von der Sporenspitze entfernt sind, einen um so größeren Kern. Die Mengenzunahme des Kernes ist durch Kernverschmelzungen bedingt, die wir in allen Stadien bei Kernen jeder Größe in den „Nährzellen" vorfinden. Die Struktur des Kernes läßt vor allem den großen Nukleolus, der sich mit Safranin sehr stark färbt, erkennen, das Kerngerüst besteht nur aus wenigen fädigen Bestandteilen, die sich mit Wasserblau blau gefärbt haben. Chromatinkörnchen finden sich so gut wie gar nicht und der riesenhafte Kern macht, abgesehen von dem großen Kernkörperchen, einen sehr inhaltsarmen Eindruck.

Das Protoplasma der „Nährzelle" ist vakuolig und auch rein blau gefärbt im Gegensatz zu den anderen Zellen, die eine mehr rötliche Färbung vom Safranin her behalten haben.

Sowie die Degeneration beginnt, sieht man zuerst die Grenzen der Zellwand schwinden, dann wird das Protoplasma der Zelle resorbiert und zuletzt erfolgt die Auflösung des Zellkerns, wobei insbesondere das Zerfallen des Nucleolus in verschiedenen Körnchen zu beobachten ist. Wir finden infolge der Resorption dieser „Nährzellen" neben den Gefäßbündelanlagen regelmäßig leere Spalten, die der Größe der vorherigen „Nährzellen" entsprechen. Diese Zwischenräume werden aber bald von den angrenzenden Parenchymzellen geschlossen.

Werfen wir die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser Riesenkerne auf, so wird die Annahme zutreffen, daß es sich hier um eine erhöhte Nährstoffbereitung handelt. Die Merkmale der Kernverschmelzungen und die Resorption durch die viele Nahrung beanspruchenden Nachbarzellen haben unsere Riesenzellen mit den Tapetenzellen der Antheren gemeinsam; auch die letzteren werden vor allem auch zur Bildung mechanischen Gewebes, nämlich der Pollenmembran verwandt und so dürften die Asparagus-Riesenkerne bzw. Zellen die schnelle Beschaffung des Materials für die Gefäßwandungen ergeben, um so mehr,

als es sich bei der Pollenbildung und ebenso bei der Sproßentwicklung von Asparagus um sehr schnell wachsende Organe handelt. Auch die Kernverschmelzungen der Heterodera-Gallen finden in Zellen statt, die auf morphologische Fähigkeit verzichtend, eine intensive ernährungsphysiologische Tätigkeit entfalten.

Von diesem Gesichtspunkt wird auch die „Befruchtung" des Embryosackkernes verständlich; auch die triploide Endospermgeneration hat auf morphologische Aufgaben verzichtet und sich ausschließlich auf die Ernährung des Embryo eingetsellt. Zudem wäre hier zu bemerken, daß der Ausdruck „vegetative Befruchtung" für die Kopulation des diploiden sekundären Embryosackkernes mit dem zweiten Spermakern mir völlig ungerechtfertigt erscheint. Denn, wenn Strasburger z. B. einen so scharfen Unterschied macht zwischen Apogamie und Parthenogenesis aus dem einen Grunde, weil das Ei in den Fällen von Apogamie seinen diploiden Charakter gewahrt hat und wenn infolgedessen Strasburger dieses diploide Ei als vegetative Zelle betrachtet, so kann man folgerichtig den diploiden sekundären Embryosackkern auch nur als Kern einer vegetativen Zelle bezeichnen und seine Kopulation mit dem zweiten Spermakern nur den vegetativen Kernverschmelzungen an die Seite stellen, die man gemäß ihrer biologischen Bedeutung vielleicht als Trophomixis bezeichnen könnte.

Mit größerem Rechte ließe sich die Verschmelzung der beiden haploiden Kerne zum sekundären Embryosackkern als eine Art der Selbstbefruchtung auffassen.

Um endlich noch auf das Beispiel der Vermehrung der Kernsubstanz im Embryosack von Lilium Martagon zurückzukommen, so ist diese wahrscheinlich auch zu ernährungsphysiologischen Zwecken vorgenommen, um eine bessere Versorgung des Embryosackes mit Nährstoffen sicherzustellen in ähnlicher Weise, wie es z. B. bei den Polycarpicae durch die zum Teil riesenhafte Entwicklung der Antipoden erreicht wird.

Als Ergebnis dieser Beobachtungen finden wir also in den Sproßspitzen von Asparagus officinalis regelmäßig an der Peripherie der jungen Gefäßbündelanlagen Kernverschmelzungen und als Folge hiervon Riesenkerne in Riesenzellen. Diese Zellen degenerieren nach kurzer Zeit und dienen wahrscheinlich als Baumaterial für die Gefäßbündel.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Zeichnungen sind bei 750facher Vergrößerung gezeichnet.

1. Kernverschmelzung in einer noch sehr jungen „Nährzelle“, die sich gerade erst durch Färbung und Größe als solche gut erkennen ließ.

2. Kernverschmelzung in einer etwas älteren Nährzelle.

3 und 4. „Nährzellen“ in jungem Stadium.

5 und 6. Kerne von älteren „Nährzellen“; in 5 ein Kern, bei dem die Nukleolen noch nicht verschmolzen sind.

7. Zwei nebeneinanderliegende Riesenkerne vor der Verschmelzung.

8. Zwei frei nebeneinanderliegende Riesenkerne, deren Zellen ihre Zellmembranen aufgelöst haben, daneben eine Reihe von parenchymatischen Zellen, um den Unterschied in der Kerngröße zu zeigen.

9—12. Verschiedene Stadien der Verschmelzung; in 10 eine Zelle der Gefäßbündelanlage mitgezeichnet, man sieht, daß die Riesenkerne den vielfachen Inhalt der normalen Zellen besitzen. An sämtlichen Riesenkernen fällt der große Nucleolus bzw. die Nukleolen auf im Gegensatz zur sonstigen Inhaltsarmut der Riesenkerne.

Zur Analogie zwischen lebender Materie und Proteosomen.

Von **Oscar Loew.**

Die von Th. Bokorny und mir[1]) beschriebenen, mit Koffein in vielen Pflanzenzellen erzeugten glänzenden Tropfen, Proteosomen genannt, sind nach unserer Auffassung im wesentlichen der labile Eiweißstoff, der das Material zum Aufbau des lebenden Protoplasmas darstellt. Alles, was die Zelle tötet, wirkt auch, wenn auch meist langsamer, koagulierend auf die Proteosomen und aus diesen stark lichtbrechenden Tropfen werden unter Vakuolenbildung hohle, feste, nicht mehr im Wasser lösliche Gebilde. Da nun ein chemischer Unterschied des Protoplasmas in lebenden und toten Zellen durch spezifische Färbungen nachgewiesen werden kann, wandte ich diese charakteristischen Reaktionen auch auf die Proteosomen im frischen, labilen, sowohl als auch den koagulierten, stabilen Zustand derselben an. Hieraus ergab sich eine vollständige Analogie des Verhaltens von Protoplasma und Proteosomen.

Mosso[2]) empfahl Methylgrün zur Entscheidung, ob Protoplasma abgestorben ist. Das Methylgrün wurde von ihm zu 2% in einer 0,8 bis 1%igen Kochsalzlösung gelöst, angewandt. Lebende Zellen färben sich damit violett, tote grün. Die Versuche wurden mit Leukozyten, Flimmerepithel, Haaren von Tradescantia virginica usw. und anderen Objekten ausgeführt.

Rhumbler[3]) versuchte eine Mischung eines sauren Farbstoffes (Eosin) mit einem basischen (Methylgrün). Nach Ruzika sind diese Versuche jedoch nicht einwandfrei, weil Methylgrün zu giftig wirkt und die Zellen rasch tötet. Er schlägt eine Mischung vor von Neutralrot und Methylenblau, welche beide Farbstoffe basischer Natur sind[4]). Er mischte 0,05%ige Lösungen beider Farbstoffe. Granula von Leukozyten färbten sich in dieser Lösung rot, solange die Leukozyten lebend waren, in abgestorbenen Leukozyten aber färbten sie sich blau. Amöben färbten sich rot, solange sie Bewegung zeigten, beim Absterben wurde die an-

---

1) Siehe besonders Flora 1895, pag. 68; Bd. CII, pag. 113; Bd. CVII, pag. 111; ferner O. Loew, Die chemische Energie der lebenden Zellen, II. Aufl., Kap. 7 u. 8.

2) Virch. Arch., Bd. CXIII, pag. 397 [1888].

3) Zool. Anzeig., Bd. XVI, pag. 47 [1893].

4) Pflüg. Arch., Bd. CVII, pag. 497.

fängliche Färbung blau und zwar sowohl der Zellkern, als auch die Granula. Muskelfasern und Flimmerepithel zeigten dieselben Unterschiede im lebenden und toten Zustande. Bakterien und Hyphomyzeten färbten sich violett mit rotem Ton wenn lebend, aber violett mit blauem Ton wenn tot. Ruzika nimmt für diese Färbungen sowohl physikalische Faktoren als auch chemische Wirkungen an und meint: „Es ist klar, daß wenn wir die supponierten Gruppen des Eiweißmoleküls kennen würden, wir imstande wären, den chemischen Unterschied zwischen lebendem und totem Protoplasma zu präzisieren."

Wenn nun nach meiner Ansicht zwischen den labilen und stabilen Proteosomen derselbe chemische Unterschied besteht, wie zwischen den Proteinen des lebenden und des toten Protoplasmas, so muß auch das Verhalten der Proteosomen gegen Methylgrün und gegen die Ruzika-Mischung das gleiche sein, wie das zwischen lebenden und toten Protoplasma.

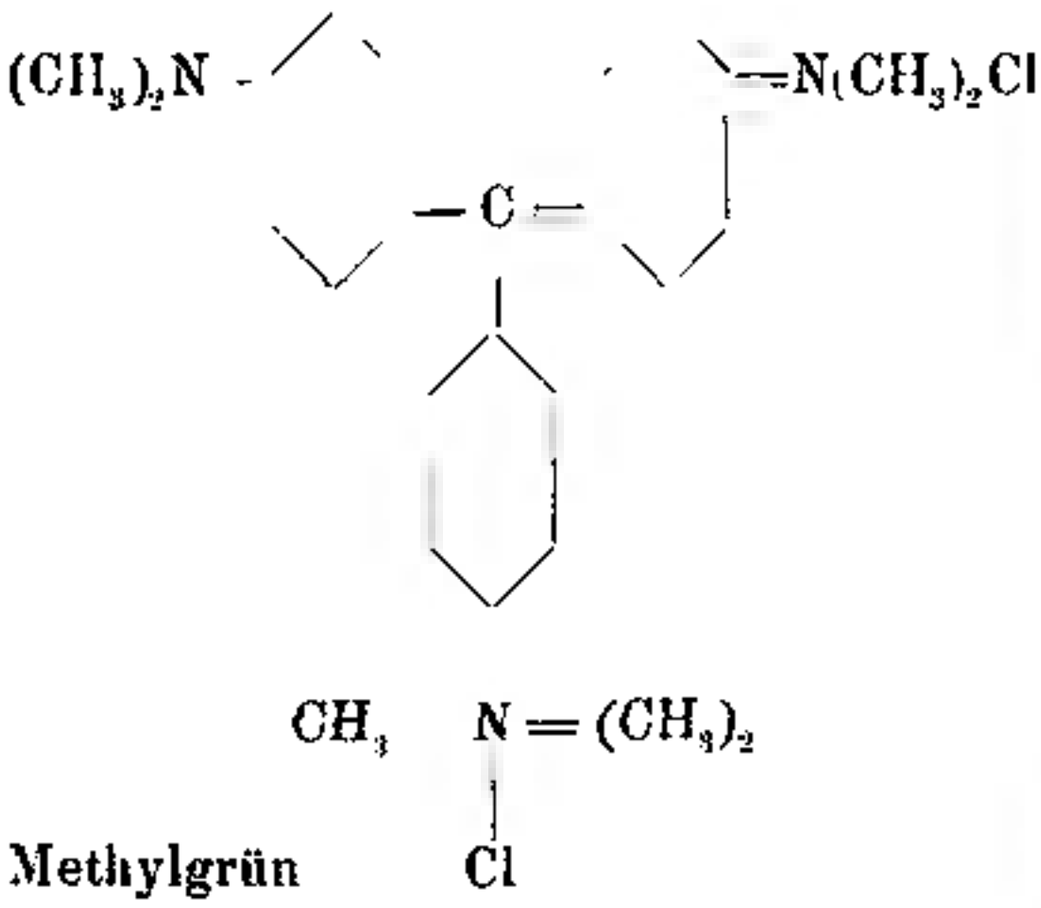
Zu meinen Versuchen nahm ich jene Farbstoffe weit verdünnter als die genannten Autoren, so verdünnt, daß die Lösung nur noch schwach gefärbt erschien. In solchen Lösungen ließ ich die Objekte 1—2 Tage und zwar am Tageslicht; die lebenden Zellen blieben so zum großen Teile am Leben. Es wurde auch etwas Koffein zugesetzt, weil sonst die labilen Proteosomen langsam in Lösung gegangen wären. Es wurde auf diese Weise die Giftwirkung der Farbstoffe vermieden, andererseits auch eine allgemeine diffuse Färbung der ganzen Zelle verhindert, wie sie bei konzentrierteren Farbstofflösungen eintritt.

Zu den Versuchen eignet sich am besten Spirogyra majuscula, weil diese Art oft so viel aktives Eiweiß im Zellsaft speichert, daß bei mehrstündigem Aufenthalt in einer 0,1—0,5%igen Lösung von Koffein sehr große Proteosomen von mehr als dem halben Zelldurchmesser in den Zellen entstehen. Man wartet, bis die zahlreichen anfangs gebildeten kleinen Tröpfchen sich zu wenigen großen verschmolzen haben. Nach einigen Tagen Liegen in der Koffeinlösung fangen einige Zellen an abzusterben und einige Zeit darauf zeigen auch die in diesen Zellen befindlichen Proteosomen Trübung durch Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen, ein Prozeß, der häufig bis zur Bildung einer festen Hohlkugel fortschreitet. Legt man nun eine Anzahl solcher Fäden, in welchen ja die lebenden und toten Zellen sehr leicht voneinander zu unterscheiden sind, in eine sehr verdünnte nur schwach gefärbte Lösung von Methylgrün, welcher man etwas Koffein zugesetzt hat, so kann man schon nach 4 Stunden eine Anzahl Zellen beobachten, welche Farbstoff aufgenommen haben, weit intensiver zeigt sich jedoch die Färbung nach 1—2 Tagen.

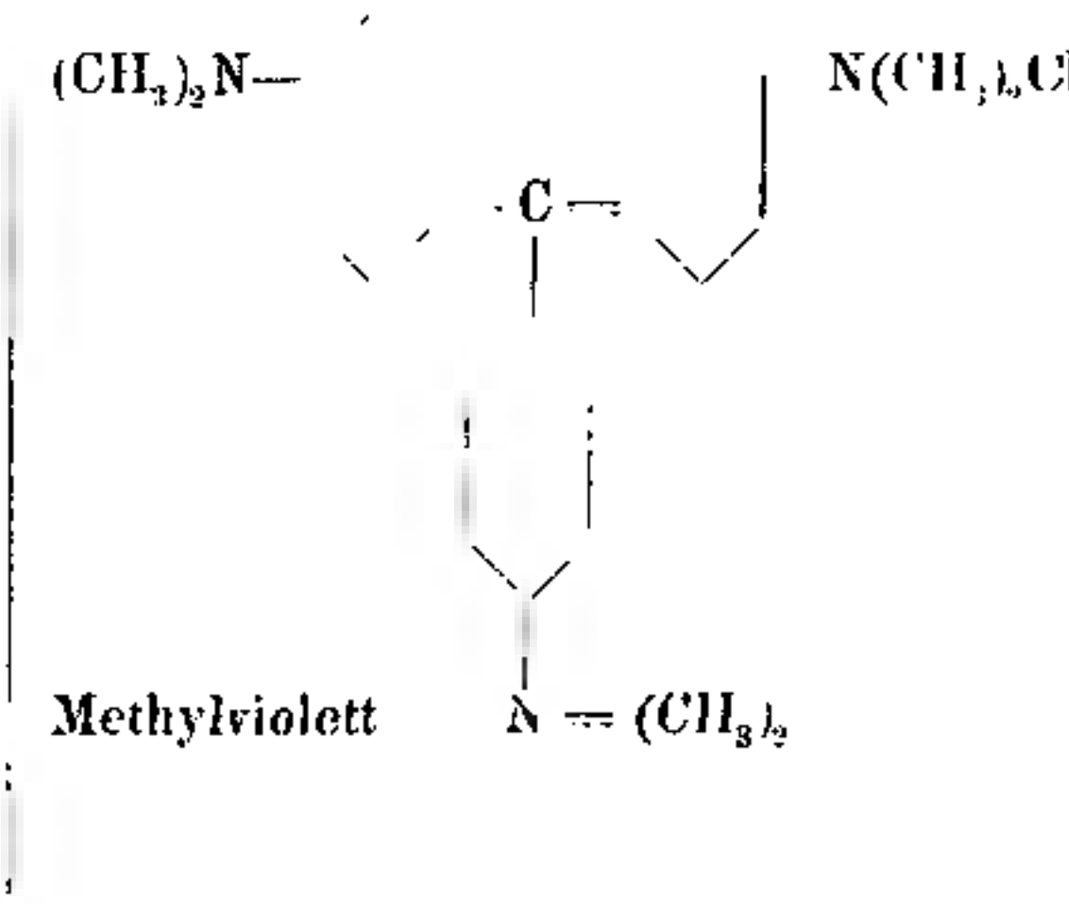
In den noch lebenden Zellen haben sich nun die labilen Proteosomen rosa bis violett gefärbt, in den toten Zellen aber die vakuolisierten stabilen Proteosomen intensiv grün. In einigen wenigen Fällen waren die Proteosomen tief blau gefärbt. Solche blaue Proteosomen kamen vereinzelt auch in Zellen vor, in welchen schon ein bis zwei andere Proteosomen intensiv grün gefärbt waren. Da blau aus violett und grün hervorgeht, dürfte es sich um noch nicht vollendete Gerinnung handeln.

Es ergibt sich also aus dieser Erscheinung, daß eine erhebliche chemische Veränderung beim Koagulieren der Proteosomen vor sich geht. Worin besteht nun die Veränderung des Methylgrüns durch die labilen Proteosomen und durch das lebende Protoplasma zu einem roten bis rotvioletten Farbstoff?

Das Methylgrün wird aus dem Methylviolett durch Addition von Chlormethyl gewonnen; dieses Grün spaltet bei Temperaturen über 120 Grad das Chlormethyl wieder ab unter Rückbildung des ursprünglichen Methylvioletts. Es wirken also die labilen Eiweißstoffe bei gewöhnlicher Temperatur ebenso verändernd auf das Methylgrün wie eine Temperatur von über 120 Grad. Die Formeln der beiden Farbstoffe mögen hier angeführt werden:



Methylgrün



Methylviolett

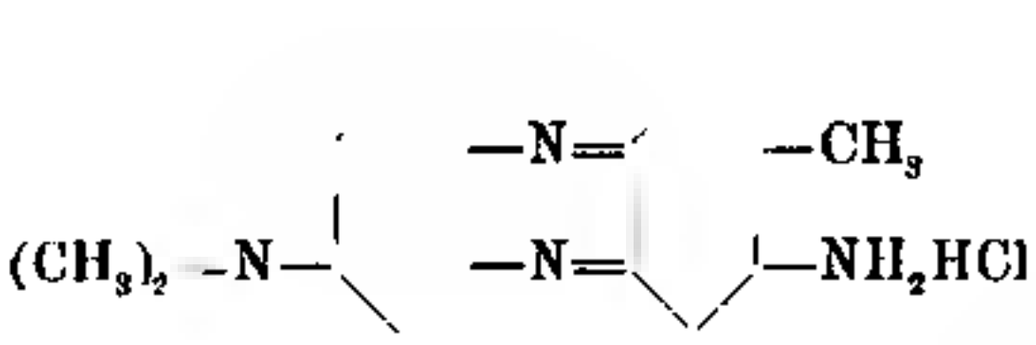
Auf Unterschieden im Grade von Alkaleszenz oder Azidität beruhen in diesem Falle die verschiedenen Färbungen ganz gewiß nicht, wie auch daraus hervorgeht, daß solche Proteosomen, welche im labilen Zustande in eine 0,1%ige Lösung von Ammoniak kamen und unter Ammoniakabsorption erstarrt waren, sich nicht violett, sondern tief grün färbten. Durch die Ammoniakabsorption würde ja ein schwach alkalischer Grad noch verstärkt worden sein[1]) und um eine schwach

1) Nach meiner Ansicht über die Bildung von aktivem Eiweiß aus dem

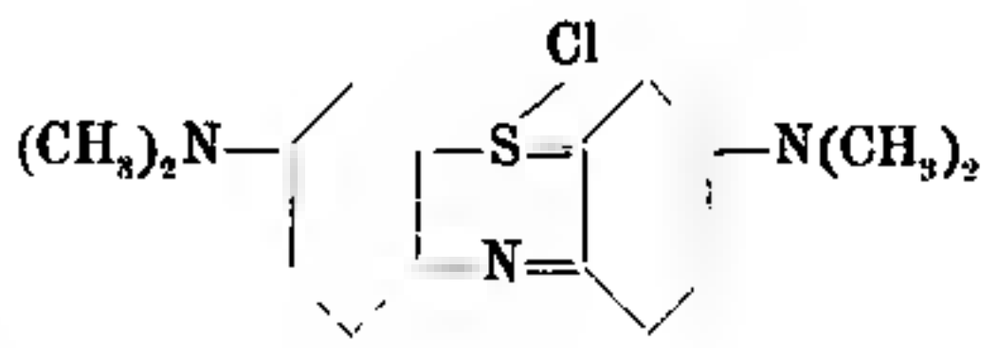
saure Beschaffenheit kann es sich ja bei dem aktiven Eiweiß nicht handeln, sondern höchstens bei dem umgelagerten koagulierten Eiweiß der Proteosomen, dem passiven Eiweiß.

Es wurde noch zur Kontrolle eine Anzahl solcher Fäden mit lebenden und toten Zellen 2 Tage lang in einer hochverdünnten Methyl-violett-Lösung belassen. Hierbei stellte sich heraus, daß sowohl Zytoplasma als Proteosomen in lebenden Zellen den Farbstoff aufnahmen. in den abgestorbenen Zellen aber nicht, im Gegensatz zu manchen anderen Farbstoffen. Die stabilen koagulierten Formen der Proteosmen zeigten bei diesem Versuche lediglich die gelbliche Färbung, welche sie gewöhnlich nach ein Paar Tagen durch Oxydation der geringen Gerbstoffbeimengung zeigen. In einzelnen Zellen war das abgestorbene Zytoplasma wie sonst ungefärbt, aber doch die Proteosomen violett. Es ergab sich dann, daß diese Proteosomen noch nicht geronnen waren.

Was nun die Ruzika-Mischung betrifft, so läßt sich zwischen den beiden Farbstoffen derselben kein wesentlicher Unterschied in der Basizität aus der Struktur entnehmen; die Aufnahme des einen oder anderen der Farbstoffe durch Proteosomen hängt möglicherweise teilweise mit einem Unterschied in der Konfiguration jener Atomgruppen zusammen, welche mit dem Unterschied zwischen der labilen und stabilen Form von Eiweiß zusammenhängen. Die Formeln beider Farbstoffe sind wie folgt:



Neutralrot

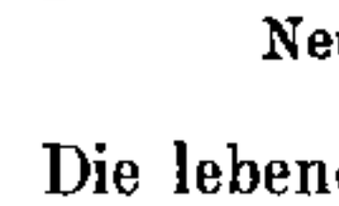


Methylenblau

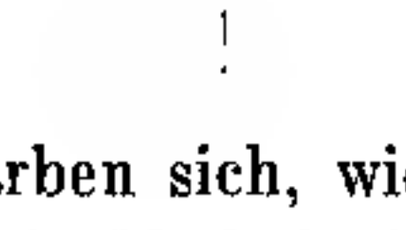
Die lebenden Zellen färben sich, wie erwähnt, in dieser Mischung mit Neutralrot, die toten mit Methylenblau. Der Umschlag von rot in blau geschieht nach Ruzika beim Absterben der Zellen in der Mischung oft sehr schnell. In voller Übereinstimmung mit dieser Er-

---

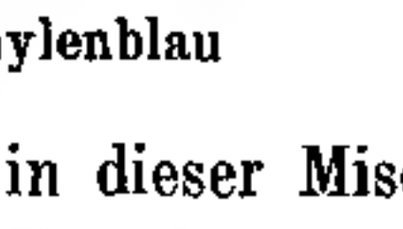
Dialdehyd der Asparaginsäure durch Kondensation unter Reduktionsvorgängen sind jene Atomgruppen folgendermaßen konstituiert:



Labile Gruppe im aktiven Eiweiß



Mit Ammoniak fixierte Gruppe



Stabile, umgelagerte Gruppe im passiven gewöhnlichen Eiweiß

scheinung ist nun das Verhalten der labilen und stabilen Form der Proteosomen. Setzt man zu einer Koffeinlösung, in welcher Spirogyra-Fäden sich seit mehreren Tagen befunden haben, einige Tropfen der verdünnten Ruzika-Mischung, so daß die Lösung nur schwach gefärbt erscheint, so sind nach einem Tage[1]) alle labilen Proteosomen intensiv rot, die koagulierten Proteosomen aber in den abgestorbenen Zellen tief blau, ein instruktives Bild, welches einen überraschenden Anblick gewährt.

Sehr schön demonstriert sich auch der Übergang vom labilen in den stabilen Zustand der Proteosomen. In manchen noch lebenden Zellen nämlich hat ausnahmsweise die Koagulation der Proteosomen schon begonnen, ist aber noch nicht vollendet. In diesem Falle sind die Proteosomen violett (Mischfarbe). Es gibt ferner, wenn auch sehr vereinzelt, Fälle, bei denen in noch lebenden Zellen die Koagulation der Proteosomen schon vollendet ist. In diesen Fällen ist nur ein tiefes Blau zu sehen, ein Beweis, daß das Methylenblau durch das lebende Zytoplasma ebenso leicht eindringt, als das Neutralrot.

Von Wert war es noch, auch die mit 0,1% Ammoniak fixierten Koffeinproteosomen (s. oben) mit der Ruzika-Mischung zu prüfen. Es ergab sich hier, daß sich diese überall mit Neutralrot färbten. Hier also verhielt sich sowohl das labile als auch das Amino-Eiweiß der Proteosomen völlig gleich, während im Methylgrün-Versuch im Gegenteil die mit Ammoniak fixierten Proteosomen, das Amino-Eiweiß, sich wie die koagulierten verhielten. Dieser fundamentale Unterschied ist aber leicht begreiflich: Bei der Ruzika-Mischung handelt es sich nur um spezifische Speicherung, bei Methylgrün-Versuch aber um eine chemische Aktion, wobei das Methylgrün in das Anilinviolett zurückverwandelt wird und diese chemische Aktion kann nicht mehr geleistet werden, wenn die labilen Gruppen im aktiven Eiweiß durch Ammoniakaufnahme verändert sind und ihre Labilität verloren haben: denn damit ist sicher auch die chemische Leistungsfähigkeit verschwunden.

Auch gegen Chinon verhält sich die labile und die stabile Form der Proteosomen verschieden. Die labile Form färbt sich durch Chinon intensiv gelb, die stabile aber braun. Eine braune Färbung liefert Chinon nicht nur mit gewöhnlichen Proteinstoffen, sondern mit verschiedenen anderen Körpern, wie Phenolen und Glukosiden.

---

1) Bei stärkerer Konzentration kann man schon nach einigen Stunden das Resultat erkennen, allein man riskiert dabei das Absterben der meisten Zellen.

Schlußfolgerungen.

1. Die Reaktionen von Mosso und von Ruzika zeigen, daß zwischen der labilen und der stabilen Form der Proteosomen ein ähnlicher chemischer Unterschied besteht wie zwischen lebendem und abgestorbenem Protoplasma.
2. Die Umwandlung von Methylgrün in Methylviolett bei der Reaktion von Mosso ist eine chemische Arbeit, zu welcher die labilen Proteosomen ebenso befähigt sind. wie das lebende Protoplasma.
3. Die mit Ammoniak fixierten Proteosomen sind ebenso unfähig, Methylgrün in Methylviolett umzuwandeln, wie die geronnenen umgelagerten Proteosomen; sie färben sich bei der Reaktion von Mosso ebenso wie die geronnenen. Dagegen färben sich bei der Reaktion von Ruzika die mit Ammoniak fixierten Proteosomen ebenso wie die labilen, sie nehmen das Neutralrot aus der Ruzika-Mischung auf. Dieser Unterschied ist aber leicht erklärlich; denn es liegt bei der Farbstoffaufnahme aus der Ruzika-Mischung keine chemische Leistung vor wie bei der Reaktion von Mosso, sondern nur eine Adsorption, die durch alkalische Medien begünstigt wird.

Notiz über eine überraschende Kristallbildung in toten Zellen.

Von **Oscar Loew.**

Wenn man Fäden von Spirogyra[1]) in eine 0,1 -0,01 %ige Lösung von Malachitgrün in gewöhnlichem Wasser, das Kalziumbikarbonat enthält, oder in destilliertem Wasser, welchem etwas Kaliumbikarbonat zugesetzt ist, bei niedriger Temperatur 1 –2 Tage stehen läßt, so bemerkt man eine reichliche Bildung farbloser oktaëdrischer Kristalle zwischen dem noch mäßig grün gefärbten Zytoplasma und der Zellwand. Kontrollversuche zeigten, daß die Zellen sehr bald in der Farbstofflösung absterben und daß erst nachher die Kristallbildung stattfindet.

Wenn man den Farbstoff in destilliertem Wasser statt in Brunnenwasser löst, so bemerkt man nach 2 Tagen in den stark gefärbten abgestorbenen Zellen keine oder nur äußerst spärliche Kristalle. Wenn nun jetzt zur Lösung 0,1% Kaliumbikarbonat gesetzt wird, so entfärbt sich die Lösung nach längerer Zeit und zahlreiche farblose Kristalle sind nun zwischen Zytoplasma und Membran erschienen.

Wenn die Fäden aber zuerst mehrere Tage in einer einpromille Koffeinlösung gelegen hatten, ehe sie in die obige Lösung des Malachitgrüns mit 0,1% Kaliumbikarbonat kamen, so sind nach mehreren Tagen diesmal die Kristalle im Zellsaft abgelagert. Offenbar trägt hier das Koffein als schwache Base zum Zustandekommen der Kristallisation im Zellsaft bei, denn im Zellsaft ist offenbar eine größere Menge Coffein enthalten, wie die Ausscheidung der zahlreichen Proteosomen beweist.

Die eingehende Untersuchung hat ergeben, daß es sich um Bildung der Leukobase des Malachitgrüns handelt. Dadurch, daß dieser Farbstoff stark vom Zytplasma adsorbiert wird und durch die Karbonate die Leukobase nur sehr langsam aus dem Farbstoff gebildet wird und diese Base nicht nur sehr schwer löslich, sondern auch schwer dialysier-

---

1) Größere Spirogyra-Arten sind besonders geeignet, wie Spirogyra majuscula. Auch erlaubt hier die relativ geringere Entwicklung des Chloroplasten einen Überblick über den ganzen Zellinhalt mit Zellkern.

bar ist, kommt die Kristallbildung in den Zellen zustande. Die Erscheinung läßt sich auch mit anderen Objekten erzielen.

Das Malachitgrün[1]) ist, wie mancher andere Anilinfarbstoff, das farbige Salz einer farblosen Base. Die grüne Lösung wird durch Ätzkali sofort, durch Karbonate oder Bikarbonate aber bei gewöhnlicher Temperatur nur langsam in die farblose freie Base übergeführt. Die oben erwähnten farblosen Kristalle lösen sich langsam in Essigsäure mit grüner Farbe, was zur Identifizierung dient.

1) Dieser Farbstoff ist bekanntlich außerordentlich giftig.

Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration.

Von **Wilhelm Hermann.**

(Mit 8 Abbildungen im Text.)

In der Ordnung der Scitamineen beansprucht durch ihre Eigentümlichkeiten die Familie der Marantaceen in gleicher Weise die Aufmerksamkeit des Physiologen und Biologen. Sie ist ausgezeichnet durch besonders große, meist farbenreiche Blätter. Das charakteristischste Merkmal jedoch, wodurch sich die Familie von allen übrigen derselben Ordnung unterscheidet, ist im Übergang des Blattstiels in die Lamina zu suchen. Dieser zeigt eine ganz eigene Struktur: er ist zu einem Gelenk ausgebildet. Mit ihm führen die Marantaceen eine Reihe von Bewegungen aus, die schon mehrfach zu Erörterungen Anlaß gegeben haben. Neben der Anatomie, die von Körnike, Schwendener, Petit, Debski behandelt wurde, stand hauptsächlich die Frage nach dem Zustandekommen der Bewegungen im Vordergrund. Sie ist von Debski, Schwendener und Möbius untersucht worden, ohne daß jedoch diese Forscher in allen Punkten zu einem einheitlichen Resultat gekommen wären. Möbius selbst sagt, daß noch viele und mannigfaltige Untersuchungen vorgenommen werden müßten, um die Frage zu entscheiden.

Ich habe, wie aus dem folgenden ersichtlich ist, mich bemüht, einen Teil dieser notwendigen Versuche zu machen und ein wenig zur Klärung der Frage beizutragen.

Auf den anatomischen Bau der Marantaceen will ich nicht näher eingehen, er ist genau bekannt und ich verweise auf die oben genannten Schriften. Nur so viel will ich schildern, als zum Verständnis des Folgenden nötig ist.

Der Bau des Blattstieles zeigt keine besonderen Merkmale. Auffallend ist vielleicht die regelmäßige halbmondförmige Anordnung der Gefäßbündel, wenigstens ist eine solche bei anderen Monokotylen

selten. Aber diese Eigentümlichkeit teilt sich auch dem Gelenk und der Mittelrippe des Blattes mit und ist kein besonders charakteristisches Merkmal des Blattstieles. Die Epidermis und der Bastbelag der Gefäßbündel sind mehr oder minder stark verholzt. Der Stiel geht ziemlich unvermittelt in das Gelenk[1]) über (Fig. 1).

Der Querschnitt des Gelenkes (Fig. 2) zeigt in der Regel elliptische Form. In diesen sind die Epidermis (*a*) und die Phloëmbelege der Gefäßbündel unverholzt, nur bei älteren Blättern läßt sich in ihnen mit Phloroglucin-Salzsäure Holzreaktion erzielen.

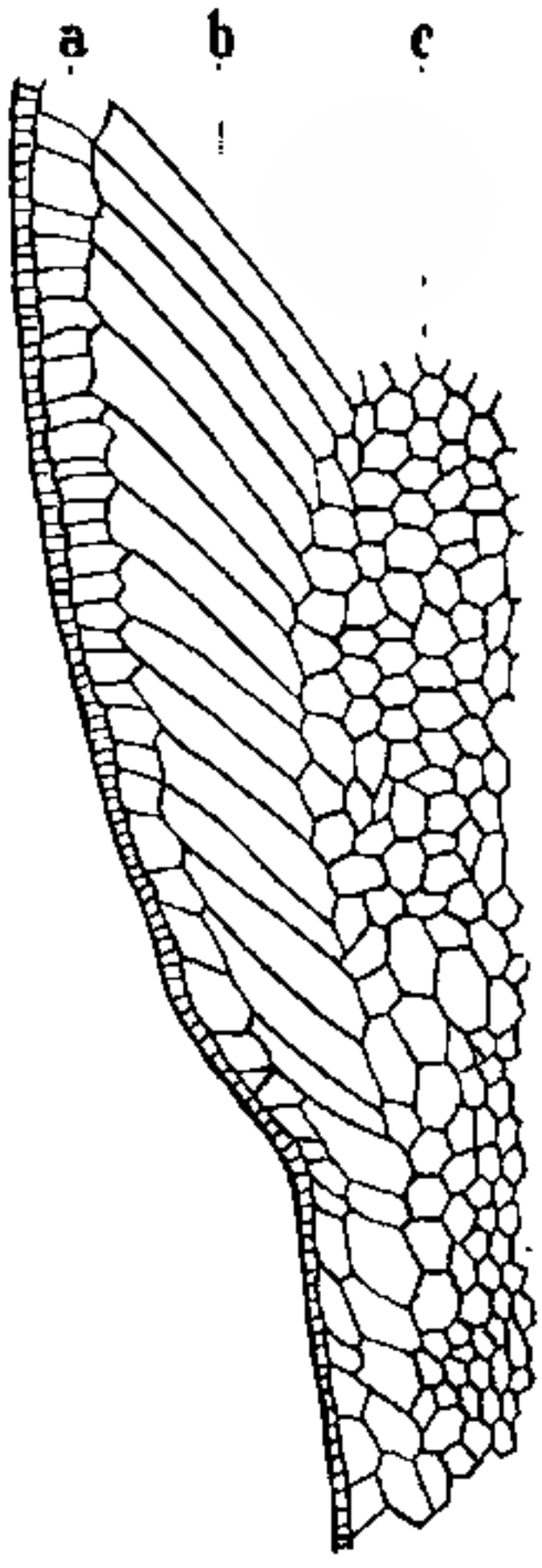


Fig. 1.

Die Unterseite des Gelenkes weist eine große Anzahl von Spaltöffnungen auf, während auf der Oberseite nur wenige zu zählen sind. Schwendener hat die Zahlenwerte, die sich für die Spaltöffnungen auf der

Fig. 2.

Unterseite des Gelenkes, des Blattstiels und der Spreite ergeben, in einer Tabelle zusammengestellt. Da die Werte für Calathea Lietzei, Ctenanthe setosa (Phrynium setosum) und Maranta Kerchoveana, die ich nachprüfen konnte, mit den von mir gefundenen annähernd übereinstimmten, gebe ich sie hier wieder.

---

1) In der Literatur ist die Bezeichnung „Gelenkpolster" üblich; doch will ich den Ausdruck vermeiden, da er bei den Marantaceen die tatsächlichen Verhältnisse nicht immer genau wiedergibt. Es gibt manche Spezies, bei denen der Umfang der Gelenke nicht größer ist, als der des Stiels, ja sogar diesen nicht einmal erreicht, z. B. Calathea pacifica. Lind. u. Andr., Maranta Lindeniana, Thalia dealbata.

Name der Pflanze	Zahl der Spaltöffnungen pro Quadratmillimeter		
	Polster	Blattstiel	Spreite
Maranta Kerchoveana	360	15	60
Maranta oblongifolia	240	4	110
Stromanthe porteana.	300	4	140
Ctenanthe setosa.	190	18	140
Calathea Lietzei	580	12	110
Calathea princeps	460	30	290
Calathea pulchella	510	6	120
Calathea smaragdina	310	20	170

Bei Betrachtung der Tabelle fällt die große Überzahl der Spaltöffnungen auf, die die Gelenkunterseite im Verhältnis zu den anderen Pflanzenteilen aufzuweisen hat. Daß eine solche Tatsache beachtenswert ist und nicht ohne Bedeutung sein kann, schien mir auf der Hand zu liegen.

Auf der Gelenkoberseite zeigt die Epidermis meist Behaarung. deren Stärke jedoch sehr verschieden ist. Während Ctenanthe setosa viele Haare hat, ist M. arundinacea so gut wie haarlos. Die Bedeutung dieser Haare ist nicht erkannt; Debski glaubt sie darin zu finden, daß er ihnen die Aufgabe zuschreibt, das von der Lamina herabfließende Wasser zu dem Stiel abzuleiten. Aber bei der Art der Haarausbildung und bei ihrem häufigen Fehlen erscheint mir eine solche Deutung unwahrscheinlich zu sein. Mir ist nur aufgefallen, daß da. wo die Behaarung fehlt, häufig eine andere Färbung des Gelenks zu beobachten ist.

Unter der Epidermis liegt ein aus ein bis zwei Schichten bestehendes Parenchyngewebe (*a*) (Fig. 1). Auf dieses folgt der Ring des für die Marantaceen so eigentümlichen Wassergewebes (*b*). Der Name ist von Petersen eingeführt; er hat, wie Schwendener zeigt, seine volle Berechtigung. denn es kommen den Zellen die Eigenschaften eines echten „Wassergewebes" zu. Davon kann man sich leicht überzeugen. wenn man ein Blatt welken läßt. Zunächst nimmt das Wassergewebe an Volumen ab. und erst wenn das Wasser desselben verbraucht ist. beginnt das übrige Gewebe einzutrocknen. Das Gewebe besitzt also die Fähigkeit. seinen wässerigen Inhalt an andere Zellen abzugeben. Zu beachten ist jedoch hierbei, daß die innerhalb des Wassergewebes liegenden Zellen außerordentlich gut vor Verdunstung geschützt sind. Die Wasserzellen schließen sich eng aneinander. ohne jede Spur von Interzellularen oder erkennbaren Tüpfeln. Trotzdem doch eine genügende

Anzahl von Spaltöffnungen in der Epidermis ist, läßt sich bei abgeschnittener Lamina und verschlossener Schnittfläche mit der Saugpumpe keine Luft durch das Gelenk saugen. Das Wassergewebe besteht aus lebenden, plasmolysierbaren, einen Kern führenden Zellen.

Die einzelne Zelle ist langgestreckt (Fig. 1), von prismatischer Form, der Querschnitt ist ein Sechseck (Fig. 3).

Die Zellen sind in der Regel so orientiert, daß sie mit der Radialebene einen Winkel von 30—60° bilden.

Das Wassergewebe findet aber keineswegs im Gelenk seinen Abschluß, es zieht sich etwa bis zur Hälfte des Blattes am Mittelnerv hin.

Abgelöst wird das Wassergewebe nach innen zu durch einen breiten Ring von Parenchymzellen (*c*), die im Stiel nicht vorhanden sind. Die Breite dieses Ringes (*c*) ist wechselnd und bei den einzelnen Arten verschieden. Zu beachten ist die Tatsache, daß in der Regel die Zone der

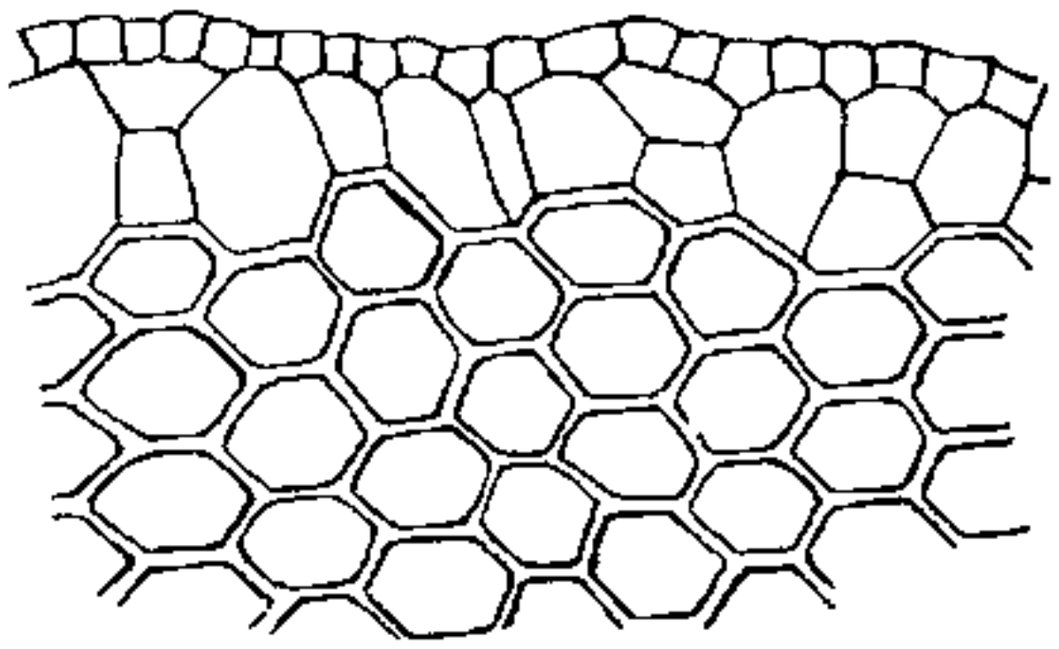


Fig. 3.

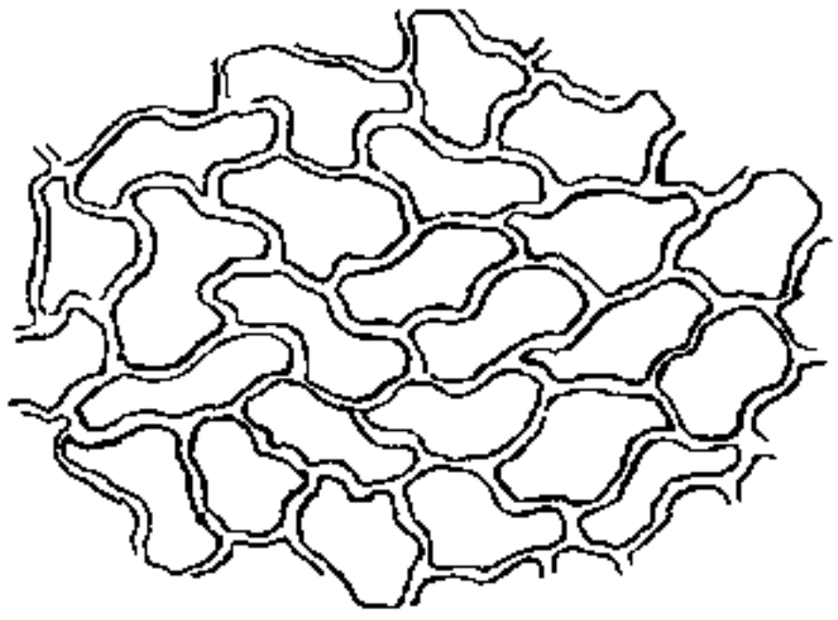


Fig. 4.

Parenchymzellen (*c*) auf der Oberseite breiter ist als auf der Unterseite (Fig. 2). Die Unterschiede sind oft ganz beträchtlich; so zählte ich z. B. mehrfach bei Ctenanthe setosa acht Zellagen mehr auf der Oberseite; bei anderen Spezies ist der Unterschied weniger auffallend, z. B. bei Lindeniana, wo es nie mehr als zwei Zellreihen waren.

Innerhalb dieses Parenchymrings liegen die Gefäßbündel in der oben angegebenen Anordnung mit starkem, unverholztem Bastfaserbelag, der besonders auf der Innenseite hervortritt. Zwischen ihnen liegen Interzellularräume, die zwar groß sind, aber die des Stiels an Weite doch nicht erreichen. Wie dort sind sie von Diaphragmen durchbrochen. So viel vom Bau des normalen geraden Gelenkes.

Hat das Blatt sich gekrümmt, so treten eine Reihe von Veränderungen auf. Die Wassergewebezellen sind zwar noch gerade, ein Beweis ihrer großen Biegungsfestigkeit, aber ihr Querschnitt ist ein anderer geworden. Auf der Oberseite des Gelenkes allerdings kann man noch

die alte Gestalt beobachten, auf der Unterseite jedoch erscheinen die Zellen zusammengepreßt (Fig. 4).

Die Untersuchung dieser Verhältnisse ist nicht ganz leicht, wie schon Debski gesehen hat; denn die Veränderungen gehen, sobald die Schnitte ins Wasser gelegt werden, schnell wieder zurück und es ist kaum möglich ein Präparat solcher zusammengepreßter Zellen herzustellen, da auch die sonst bewährten Fixierungsmethoden versagen.

Die Weite der Interzellularräume im Parenchym zwischen den Gefäßbündeln ist bedeutend kleiner geworden, häufig (Ctenanthe setosa) schienen sie ganz geschwunden, während die Zone der Parenchymzellen sich auf deren Kosten vergrößert hat, indem die einzelnen Zellen breiter geworden sind. Manchmal kann man sehen, wie die Parenchymzellen, die zwischen den Gefäßbündeln liegen, direkt zusammengedrückt sind. Was hier von dem Gelenk gesagt wurde, gilt gleichermaßen für den Teil der Mittelrippe, der analogen Bau hat. Ist die Krümmung wieder zurückgegangen, so nimmt auch das Gelenk seine ursprüngliche Gestalt wieder an.

Bei älteren Blättern, die lange Zeit ihre Bewegungen ausgeführt haben und dann reaktionslos geworden sind, ist der Bastbelag der Gefäßbündel verholzt.

Hiermit glaube ich das Nötigste aus der Anatomie mitgeteilt zu haben; es sind nur noch einige Bemerkungen über die Bewegungen anzuführen. Die Stelle, an der die Marantaceen-Blätter ihre Krümmungen ausführen, ist, wie zu erwarten steht, meist das Gelenk selber und zwar bei fast allen Arten, deren Gelenke auch wirkliche „Polster" sind. Andere Arten führen, wie es auch von Schwendener und Debski erwähnt wird, die Bewegungen normalerweise nicht im Gelenk, sondern in dem unteren Teil der Spreite aus, z. B. M. Lindeniana, Cal. flavescens. Auch gibt es einzelne Arten, die im allgemeinen überhaupt keine Krümmung zeigen, wie etwa Cal. pacifica. Genauere Angaben über den Ort der Krümmung zu machen ist nicht möglich. Bei Ct. setosa schien es mir, als ob unter normalen Verhältnissen das untere Drittel des Gelenkes bevorzugt sei; aber es gab auch sehr viele Ausnahmen und bei anderen Spezies ließen sich nie so viel übereinstimmende Beobachtungen machen, daß man aus ihnen eine Regel hätte ableiten können.

Wie entstehen nun aber diese Krümmungen? Diese Frage, die sich naturgemäß jedem Physiologen sofort aufdrängt, ist wie erwähnt, von Schwendener, Debski und Möbius in Angriff genommen worden, jedoch mit so verschiedenen Ergebnissen, daß es sich wohl verlohnt, die Frage nochmals zu behandeln.

Schwendener gibt folgende Vorstellung von der Bewegungsmechanik. Er geht zunächst von den Vorgängen beim Welken aus. Hierbei ändert sich sowohl das Volumen der Wasserzellen, als auch die Winkel, unter denen ihre Achse die Achse des Gelenkes schneidet. „Die schräg gestellten Zellen bewegen ihre peripherischen Enden nicht bloß nach innen, sondern zugleich nach oben; sie drücken so in dieser Richtung auf die benachbarten Gewebe und somit auch auf die Epidermis. Im oberen der Spreite zugekehrten Teile des Polsters kommt infolgedessen longitudinale Druckspannung, im unteren dagegen Zugspannung zustande. Diese Spannungen finden ihren Ausdruck in der ungleichen Verkürzung, welche die verschiedenen Längsabschnitte des Polsters beim Austrocknen erfahren.“ — „Die Bewegungen des Wassergewebes erinnern hiernach an das Spiel eines Systems von Blasebälgen, die man sich in Gestalt eines Zylindermantels um eine zentrale Achse gruppiert denkt. Als Längsrichtung derselben wäre aber nicht, wie bei anderen stielrunden Organen, die radiale, sondern eine unter verschiedenen Winkeln zur Polsterachse geneigte anzunehmen. Ein von außen wirkender seitlicher Druck hätte unter diesen Umständen zur Folge, daß die einzelnen Blasebälge sich radial verschmälern und gleichzeitig steiler aufrichten, wobei die Wanddicke des Zylindermantels sich entsprechend verkleinern müßte. Das ist im wesentlichen auch das Verhalten der schräg gestellten Zellen des Wassergewebes.“

Ähnlich ist das Verhalten des Wassergewebes bei heliotropischen Krümmungen des Gelenks, „nur daß hierbei die Konvex- und Konkavseite sich natürlich entgegengesetzt verhalten“. Die Neigungswinkel der Wassergewebszellen differieren auf den beiden Hälften nach Schwendener's Angabe um etwa 5—9°. Wie beim Welken werden die Winkel auf der Unterseite des Gelenks kleiner, indem diese Wasser abgeben; auf der Oberseite werden sie größer, indem sie Wasser aufnehmen.

Wo die Perzeption des Reizes statthat, kann Schwendener nicht mit Bestimmtheit sagen; es ist ihm wahrscheinlich, daß sie im „Rindenparenchym“ stattfindet, da das Wassergewebe nicht aktiv krümmungsfähig zu sein scheint, dagegen ist es nach seiner Meinung noch für Licht empfänglich. Schwendener stützt seine Ansicht auf Versuche, die später beleuchtet werden sollen.

Für die auffallende Tatsache der großen Zahl der Spaltöffnungen auf der Unterseite kommt Schwendener zu keinem Ergebnis. Ein gut Teil Schuld daran mag wohl der Umstand haben, daß er „die Ansicht für unbegründet hält, die Spaltöffnungen in erster Linie als Regulatoren der Transpiration anzusehen“.

Debski[1]) kommt auf Grund der Untersuchungen über die heliotropischen Bewegungen zu einem etwas anderen Resultat. Er erklärt das Zustandekommen der Bewegung durch die Annahme, daß der Turgor sich auf den antagonistischen Seiten ändere und daß auf der Unterseite des Gelenkes durch Erhöhung des Turgors eine starke Kontraktion im Gelenk eintrete. Durch diese Verkürzung würde die Bewegung ausgelöst werden. Er erhärtet seine Annahme durch den Hinweis auf die Krümmungen in der Mittelrippe, auf das Rückgehen der Bewegung nach der Plasmolyse. Die eigentliche Ursache liegt in den Parenchymzellen zwischen den Gefäßbündeln und den langgestreckten Zellen, da diese infolge ihrer Zwangslage nicht aktiv wirksam sein könnten. Sie sind nötig infolge der Blattgröße, nehmen aber nur insofern Anteil an der Bewegungsmechanik, als sie dem Gelenk die nötige Festigkeit geben und durch ihre Kompression die Verkürzung der Unterseite vergrößern. Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite ist ihm nicht klar geworden.

Das Resultat, zu dem Möbius gelangt, ist die Annahme, „daß die heliotropischen Krümmungen vornehmlich in dem unteren Teile des Gelenkpolsters ausgeführt werden, daß die anfangs nur durch den Turgor bewirkte Krümmung durch Wachstum (d. h. Einlagerung fester Teilchen in die gedehnten Membranen) fixiert wird, daß aber der obere Teil des Gelenkes, besonders die Basis der Mittelrippe, bis wohin sich das Wassergewebe auf der Unterseite zieht, noch länger beweglich bleibt, und daß besonders an diesem Teil die nyktitropischen Bewegungen stattfinden“.

Eigene Untersuchungen.

Bevor ich an die eigentliche Untersuchung herantreten konnte, galt es das Verhalten der Blätter selbst kennen zu lernen. Es ist dies aber nicht gar so einfach, weil die Marantaceen sehr empfindlich, aber auch langsam auf äußere Einflüsse, Licht, Wärme, Feuchtigkeitsgehalt der Luft usw. reagieren, und nicht selten einzelne Blätter ihren eigenen Weg gehen. Das trifft natürlich um so mehr zu, sobald das Experiment einsetzt und die Anzahl der zu beachtenden Faktoren oft wesentlich

1) Debski's Arbeit ist in polnischer Sprache erschienen. In deutscher Sprache erschien nur ein von ihm verfaßtes Referat. Der polnische Text wurde bisher nicht berücksichtigt; der deutsche Abriß läßt jedoch, wie auch Schwendener bemerkt, manches im Dunklen. Durch die Liebenswürdigkeit meines Herrn Kollegen Strazewski in München, der mir den physiologischen Teil übersetzt hat, war es mir möglich, auch den polnischen Text zu beachten.

erhöht, so daß mitunter ganze Versuchsreihen einander widersprechen. Das Ideal wäre natürlich, die Pflanze in ihrer Heimat zu untersuchen oder wenigstens nachzuprüfen.

Zu meinen Versuchen verwandte ich in München hauptsächlich: Ctenanthe setosa Eichl., Calathea Lietzei, E. Morr., Maranta arnu dinacea Linn., Maranta Lindeni E. Morr., doch wurde auch Ctenanthe Steudneri Eichl., Calathea flavescens Lindl. und Calathea Backemiana E. Morr. zum Vergleich herangezogen. In Jena stellte ich die Versuche meist mit Calathea Oppenheimiana E. Morr., Ctenanthe setosa Eichl., Maranta Guyana hort. Ber., Maranta bicolor Ker., Maranta Kerchoveana (leuconeura) E. Morr. an.

Am schönsten waren die Bewegungen in einem Gewächshaus zu beobachten, dessen Luft nicht allzu feucht war. Das Aquarium erwies sich trotz seiner hohen Temperatur als nicht so günstig, die Bewegungen wurden zwar ausgeführt, doch waren die Winkel, um die sich die Blätter bogen, kleiner.

Normale Bewegungen zeigen nur vollständig entwickelte Blätter, d. h. solche, die bereits die reguläre grüne Farbe angenommen haben. Erst dann werden Bewegungen ausgeführt. Auch die alten Blätter reagieren nicht mehr; bei ihnen ist ja das mechanische Gewebe des Gelenkes verholzt, so daß eine Krümmung sehr erschwert ist. Die Pflanzen sind durchweg beherrscht von dem Streben, möglichst viel Licht zu sammeln mit Ausnahme der heißen Mittagsstunden im Sommer, wo die Blätter die Parallelstellung einnehmen.

Bei Sonnenaufgang sind die Spreiten und Gelenke einer freistehenden Pflanze aufgerichtet, die Gelenke in der Regel gerade, die Oberseite der Spreite zeigt nach Osten. Die Blätter folgen der Drehung der Sonne in Profilstellung, indem sie gleichzeitig eine Biegung zur Blattstielachse ausführen. Nach Eintritt der Dunkelheit wird die Krümmung wieder rückgängig gemacht, indem die Blätter allmählich in die Morgenstellung übergehen. Bei Calathea Lietzei konnte ich mehrfach beobachten, daß die Gelenke infolge der Tagesbewegungen gewundene Formen annahmen, diese aber bis zum Morgen in gerade übergingen. Der Verlauf einer Tagesperiode wird gut veranschaulicht durch die Kurve, die Baranetzki erhielt, als er 1899 zur Probe seines Registrierapparates einige Versuche mit Maranta arundinacea anstellte; sie ist in Fig. 5 wiedergegeben.

Die geotropischen Krümmungen zeigen nichts Beachtenswertes. Sie werden am einfachsten erzielt durch Umlegen einer Pflanze, wobei aber die einzelnen Blattstiele fixiert werden müssen, um eine Krümmung

im Gelenk zu erhalten. Wird dies unterlassen, so richten sich die Blätter nicht im Gelenk, sondern in der Basis des Stieles auf. Auf diese Weise gelang es auch dort Krümmungen zu erzielen, wo bis dahin keine beobachtet worden waren, z. B. bei Calathea pacifica.

Die heliotropischen Krümmungen sind ebenfalls leicht zu erzielen. Mit der Zeit stellte es sich heraus, daß sie am besten zu erhalten sind, wenn die Blätter vor einer schwarzen Wand oder dunklen Mauer aufgestellt und mit der Rückseite dem Lichte zugewendet werden. Sie biegen sich dann im Laufe eines Tages so, daß die Blätter, die am Morgen mit dem Stiel einen Winkel von 180° bildeten, am Abend nur mehr einen solchen von 20—30° aufweisen. Später wurden jedoch die Versuche, bei denen heliotropische Krümmungen erzielt werden sollten, zur größeren

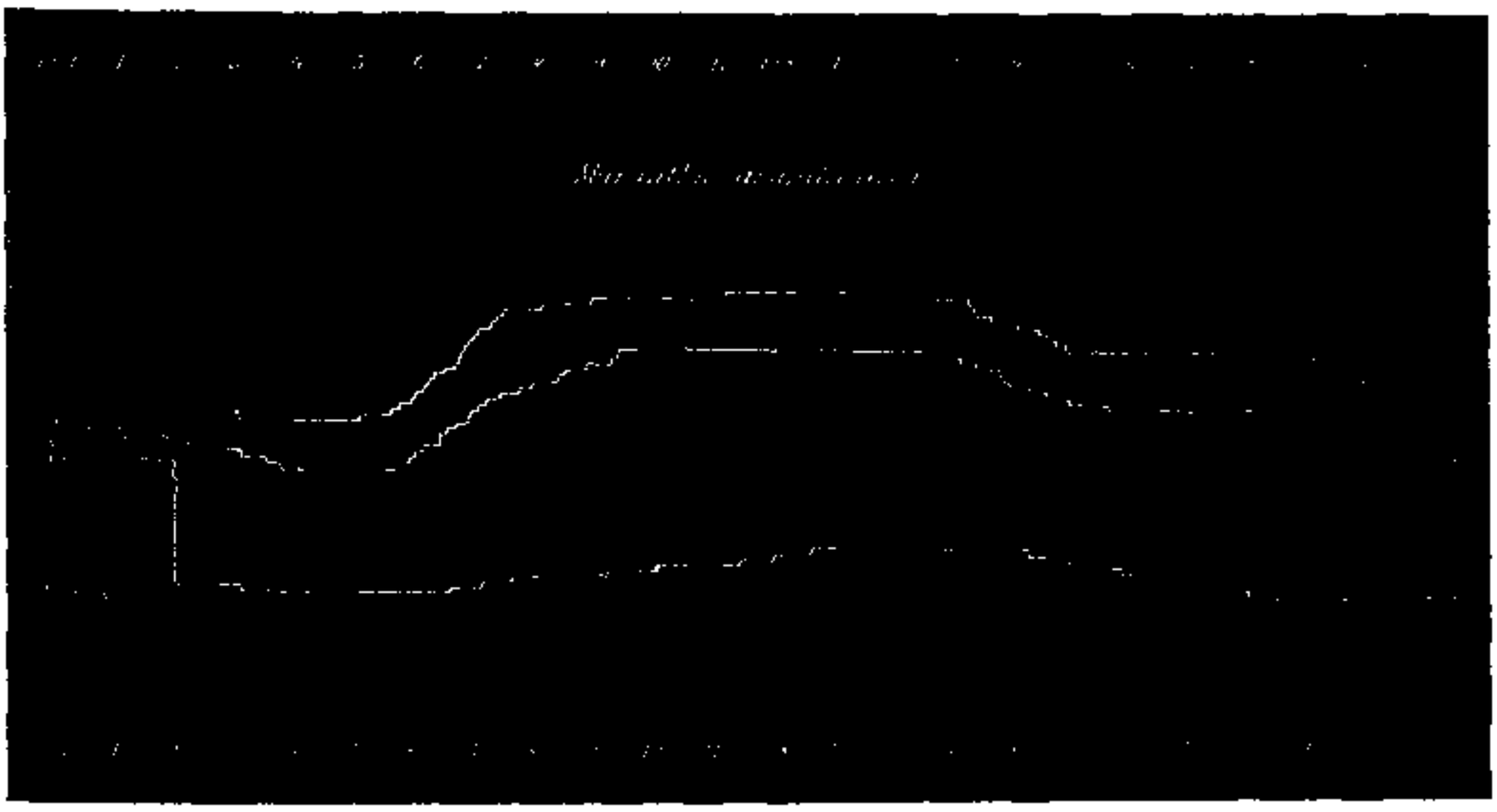


Fig. 5.

Genauigkeit in der heliotropischen Kammer ausgeführt und die bis dahin gemachten dort wiederholt. Abgesehen davon, daß die einzelnen Spezies verschieden empfindlich und verschieden stark auf die Reize reagieren (Ctenanthe setosa, Calathea Oppenheimiana, Maranta Kerchoveana z. B. reagieren sehr gut, Maranta Guyana, Maranta arundinacea weniger gut, schlecht Calathea pacifica), ist die Größe des Winkels, in dem sich die Blätter bewegen, von allerlei Faktoren abhängig. Wie schon erwähnt, spielt der Feuchtigkeitsgrad eine große Rolle. Ferner muß man beachten, ob eine Pflanze frei steht, oder vor einer Mauer, zwischen anderen Gewächsen usw. Je nach dem Standort ändert sich auch der Grad, um den die Winkel während der Nacht rückgängig gemacht werden; nur bei ganz freistehenden Pflanzen wird er gänzlich ausgeglichen. Die anderen

Stöcke nähern sich einer Optimalstellung, von der aus allzu große Bewegungen zur Erreichung des günstigsten Lichtes vermieden werden. Bringt man ein Blatt, das eine solche Stellung erworben hat, in eine andere Lage, oder unter andere Bedingungen, etwa in ein anderes Gewächshaus, so führt es wieder stärkere Bewegungen aus, bis es von neuem die Optimalstellung gefunden hat.

Epinastische Bewegungen wurden ebenfalls beobachtet. Wurden die Blätter in die Dunkelkammer gebracht und die Stiele dort in horizontaler Lage fixiert, so traten häufig starke Krümmungen auf, indem sich die Rückseite dem Stiel zudrehte, unbeachtet der Richtung der Schwerkraft. In zahlreichen Fällen blieb jedoch diese Krümmung aus oder sie folgte der Schwerkraft, so daß im ganzen hier kein deutliches Bild zutage trat. Erfolgreicher waren die Versuche auf dem Klinostaten, wo sich stets Krümmungen zeigten. In einigen Fällen (Ctenanthe setosa) konnte ich solche von 180° (in einem Falle etwas mehr) erzielen. Es war hierbei ganz gleich, in welcher Lage die Blätter rotiert wurden, ob die Blattstielachse wagerecht, senkrecht oder in Winkeln zur Klinostatenachse stand. Die Versuche wurden (in München) im Laboratorium und (in Jena) in einem nach Osten gelegenen Zimmer ausgeführt, da aus leicht begreiflichen Gründen der Klinostat nicht für längere Zeit im Gewächshaus aufgestellt werden kann. Um jedoch dem Einwand, es könnten das Leuchtgas und besonders die darin enthaltenen Kohlenoxydgase bei der Krümmung mitgespielt haben, zu begegnen, wurde eine Anzahl von Kontrollversuchen im Gewächshaus (Jena) angestellt, die die im Laboratorium erzielten Ergebnisse bestätigten. Das Resultat war stets das gleiche. Diese epinastischen Krümmungen (um solche handelt es sich zweifellos) scheinen mir insofern interessant zu sein, als sie in dieser Stärke bisher meines Wissens nicht beobachtet worden sind. Auch Kniep führt in seiner Arbeit über die Bewegung der Laubblätter und die Frage der Epinastie nur weit geringere Krümmungen an.

Nachdem ich nun durch diese einleitenden Versuche festgestellt hatte, welcher Art Krümmungen die Marantaceen ausführen und wie sie zu erzielen sind, kam es mir vor allem darauf an zu untersuchen, ob bei diesen starken Krümmungserscheinungen keine bemerkenswerten Verlängerungen zustande kommen. Debski hatte schon Versuche in dieser Hinsicht gemacht; er betont, daß er auch nach Ablauf eines Monates keine Verlängerungen, auch nicht nach Krümmungen, habe konstatieren können. Und selbst wenn eine ganz geringe Verlängerung eingetreten ist, so sei sie doch wieder geschwunden. Auch meine eigenen

Messungen führten zu dem gleichen Resultat: es zeigte sich nie eine beachtenswerte Verlängerung der krümmungsfähigen Strecke. Nur in einem Falle (Ctenanthe setosa) konnte ich 1 mm Verlängerung feststellen an einem Gelenke, das mehrere Tage in der Dunkelkammer gestanden und dort eine starke Krümmung ausgeführt hatte. Die Messungen versuchte ich erst mit dem Horizontalmikroskop auszuführen. Da sich aber dieses bei den gekrümmten Gelenken schlecht anwenden ließ, machte ich es später so, daß ich die beiden äußersten Punkte, zwischen denen die Krümmung stattfinden mußte, durch ganz dünne Insektennadeln bezeichnete und den Abstand mittels eines dünnen Silberdrahtes maß. Um zu verhindern, daß bei der Messung am Abend Fehler eintraten, wurde seine Lage durch Nadeln festgelegt. Natürlich wurde vorher konstatiert, daß die Nadeln in einer Zeit, wie sie der Versuch erforderte, keinen schädigenden Einfluß ausübten.

Während die Gelenke auf der Oberseite keine Verlängerung zeigen, läßt sich (bei Ctenanthe setosa) auf der Unterseite eine Verkürzung (um einige (2 3) Millimeter) messen.

Um die Größenzunahme ganz genau verfolgen zu können und etwa auftretende Schwankungen nicht zu übersehen, verwandte ich Pfeffer's Auxonometer. Seine Anwendung hatte jedoch zwei Schwierigkeiten. Einmal darf man doch im feuchten Gewächshaus keinen Faden anwenden; deshalb benutzte ich Silberdraht von 0,1 mm Dicke. Er litt nicht unter den wechselnden Feuchtigkeitsverhältnissen, seine Ausdehnung kam bei den geringen Wärmeschwankungen im Treibhause und seines geringen Querschnittes wegen gar nicht in Betracht. Die Hauptschwierigkeit lag darin, daß der Apparat zu Wachstumsbestimmungen konstruiert ist, die in senkrechter Richtung erfolgen. Deshalb verfuhr ich wie folgt: Ich steckte das Blatt durch einen Kork in ein Kölbchen, so daß der Kork mit dem unteren Rande des Gelenkes abschnitt. An derselben Stelle wurde auf der Oberseite des Gelenkes ein kleines Häkchen befestigt, durch das der Draht fest an dem Gelenk gehalten wurde. Der Draht wurde etwa in der Mitte der Lamina, wo das Wassergewebe sein Ende erreicht, mittels einer dünnen Nadel befestigt und gleichfalls mit Nadeln in seiner Lage des Gelenkes festgehalten (Fig. 6). Ferner ist der Draht um das Rad *R* gelgt, wodurch der Winkel des Rades in *W* geringer wird und somit die Knickung des Drahtes nicht störend wirkt. Endlich ist am Schreibhebel ein kleines Gewicht *G* als Gegengewicht gegen den langen Draht angebracht.

Unter solchen Umständen kann der Schreibhebel nur eine Verlängerung des Gelenkes registrieren, eine Krümmung des Blattes allein

kann keinen Zug auf den Draht ausuben: ein seitliches Ausbiegen des Blattes ist normalerweise ausgeschlossen und hätte, selbst wenn der

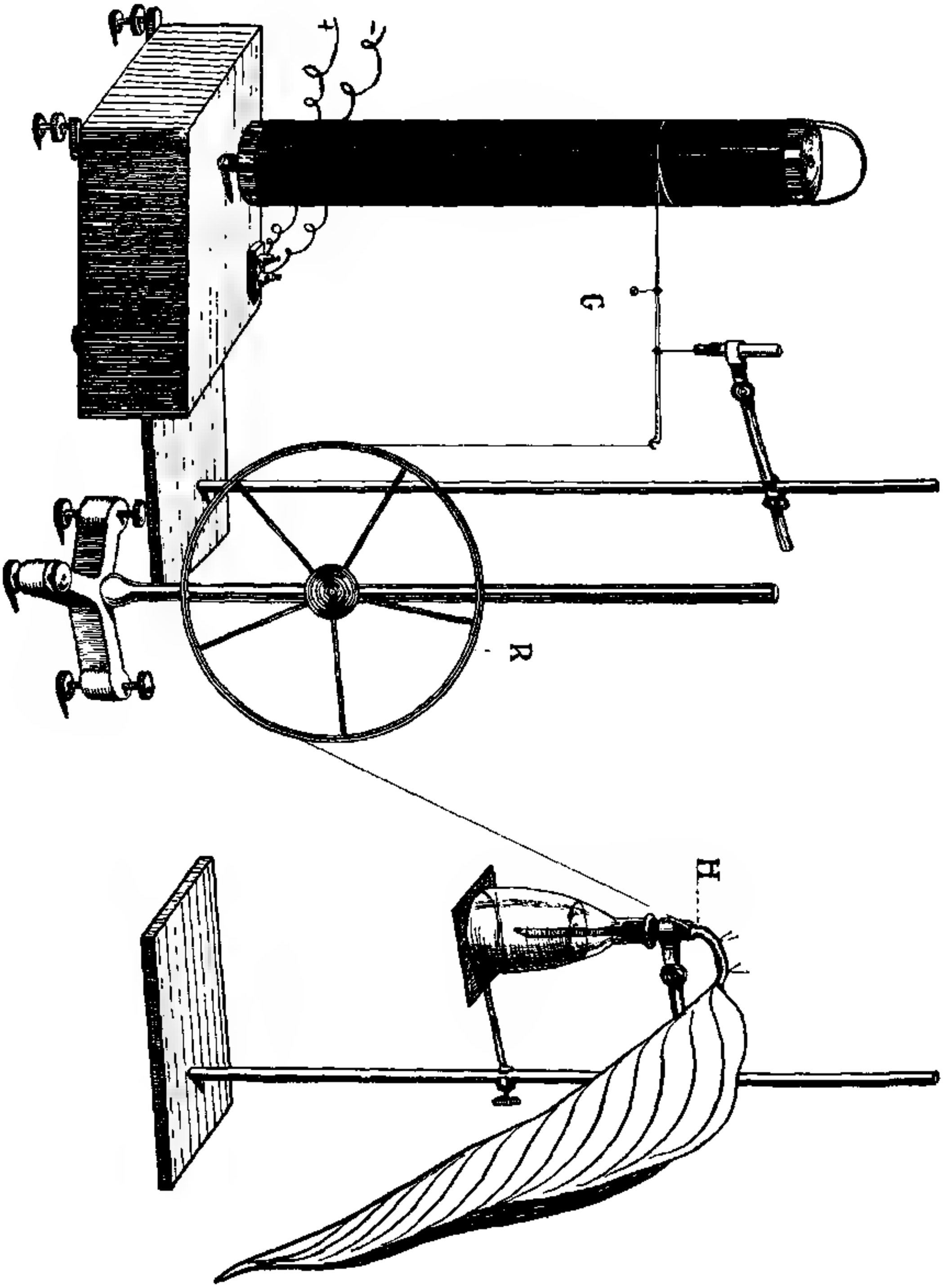


Fig. 6.

Fall eintreten sollte, keine Bedeutung, da doch der Meßdraht durch die Nadeln in seiner Lage fixiert gehalten wurde.

Mit diesem Apparat habe ich eine Anzahl von Versuchen gemacht und habe damit regelmäßig eine Kurve erzielt, die der in Fig. 7 dargestellten sehr ähnlich war.

Diese zeigt die Bewegung eines Blattes, das am 22. Oktober 1911 eine Krümmung von 90° ausführte, die am Abend auf etwa 40° zurückging. Am folgenden Tage wiederholte sich die Bewegung. Die Kurve zeigt also zu Anfang eine ganz minimale Ausdehnung an, die aber mit der Biegung des Blattes nicht zunimmt und nicht als Wachstum aufgefaßt werden darf, denn es geht oft auch diese wieder zurück.

Man sieht also, daß Wachstum als Krümmungsursache nicht in Betracht kommt. Diese geringe Ausdehnung kann aber, wie eine einfache Überlegung schon sagt, keine Rolle bei der Krümmung des Gelenkes

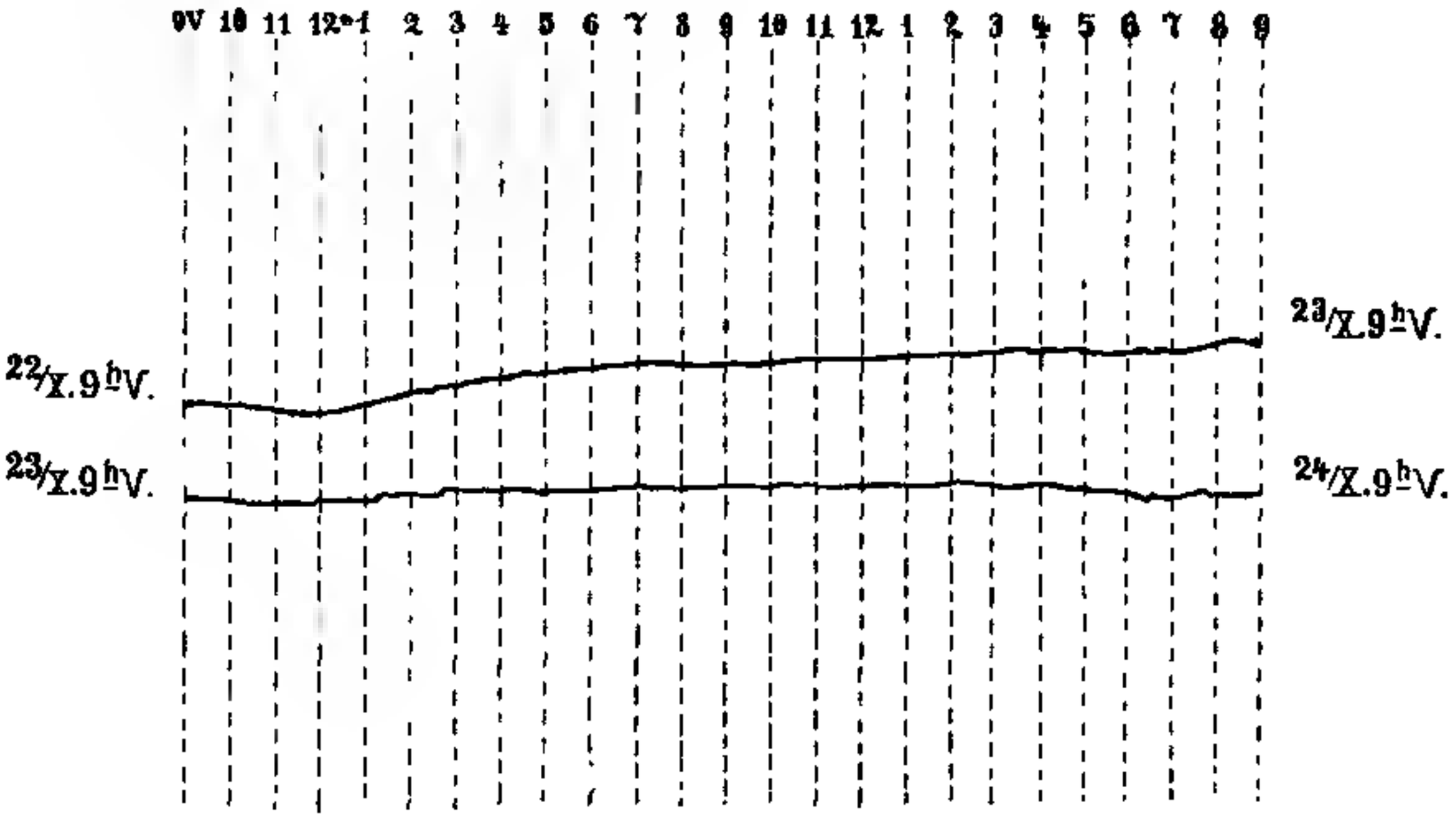


Fig. 7.

spielen. Wie auch Debski zeigt, wären ganz andere Zunahmen zu erwarten, wenn es sich um Wachstumsvorgänge handelte. Nehmen wir z. B. an die Länge der krümmungsfähigen Zone betrage bei einer Ctenanthe setosa 15 cm, der Durchmesser des Gelenks 3 mm und das Blatt krümme sich gleichmäßig, ohne daß sich die Unterseite verlängert (in der Tat verkürzt sie sich etwas), so ergäbe sich für die Oberseite bei einem Winkel von 90° eine Längenzunahme von 3½ mm, bei einer Krümmung von 180° 9 mm. Das sind Zahlen, die man mit der größten beobachteten Zunahme von 1 mm nicht vergleichen kann.

Aus diesen Tatsachen bleibt also nur der eine Schluß, die Blattkrümmungen sind keine Wachstumsvorgänge, sie können nur auf Änderungen des Turgor beruhen.

So lautete die Folgerung des indirekten Beweises. Doch da fragt es sich, sollte es nicht möglich sein, auf direktem Wege zu demselben Ziel zu gelangen?

Doch ehe ich an die Beantwortung dieser Frage herantreten konnte, galt es erst, einige Punkte festzulegen. Vor allen Dingen war es notwendig zu wissen, ob Gelenk oder Lamina und welche Zellen denn eigentlich für die Krümmung verantwortlich zu machen seien.

Zu diesem Zweck verdunkelte ich zunächst einmal das Gelenk mit allerhand Mitteln. Die Schwärzung mit Tusche ergab keine wesentlichen Resultate; ab und zu blieb die Krümmung etwas derjenigen normaler Blätter zurück, aber im ganzen wurde die Bewegung nicht aufgehalten. Eine bedeutend stärkere Störung war zu sehen, wenn Papierstreifen um das Gelenk gewickelt waren. Ein glattes Resultat ergab sich aber erst mit Staniol: nun trat die Krümmung nicht mehr im Gelenk, sondern in der Spreite ein, auch bei den Spezies, die gewöhnlich ihre Krümmungen in dem Gelenk ausführen.

Eine Reihe von Versuchen, das Verhalten des Gelenkes so zu bestimmen, daß die Lamina in verschiedenem Sinne umgelegt oder eingerollt wurde, führte zu keinem einheitlichen Resultat; in vielen Fällen trat eine mehr oder weniger große Störung ein; manchmal jedoch war davon nichts zu bemerken (Maranta arundinacea). Daneben aber zeigte wieder eine Reihe von Blättern normales Verhalten. Darnach schien es also, als ob zwar die Lamina das reizempfängliche Organ sei, daß aber das Gelenk nicht „verdunkelt werden dürfe, wenn es an der Krümmung teilnehmen soll.

Da mir aber diese Versuche nicht eindeutig genug erschienen und die Mittel zur Verdunkelung sich infolge späterer Erfahrungen als unzulässig erwiesen, wiederholte ich die Versuche in folgender Art: ich brachte die Blätter in einen Kasten, der auf fünf Seiten verdunkelt wurde. Durch eine horizontale Querwand war er in zwei Teile zerlegt. In diese Querwand wurden Schlitze geschnitten, durch die die zu untersuchenden Blätter so gestellt wurden, daß das Gelenk unter, die Spreite über die Querwand kam. Der offene Teil des Schlitzes, der übrigens so bemessen war, daß er den Bewegungen keinen Widerstand entgegenstellte, wurden dann mit schwarzer Watte leicht verstopft. Nun konnte ich nach Belieben das Gelenk oder die Lamina beleuchten, indem ich auf der offenen Seite bald die obere, bald die untere Hälfte verdunkelte.

Die Versuche wurden mit Blättern ausgeführt, die bereits einen Tag im Dunkeln gestanden hatten. Dort wurde auch der Kasten bei rotem Licht hergerichtet und dann ins Gewächshaus übertragen. Ver-

suche, künstliches Licht zu verwenden, hatten zwar auch Erfolg, aber einmal reagieren die Pflanzen nur sehr langsam und dann ist man auf das Zimmer angewiesen, wo die Temperatur und die Feuchtigkeitsverhältnisse den Anforderungen der Marantaceen nicht genügend entsprechen.

Die Ergebnisse waren im wesentlichen dieselben wie die auf andere Weise gewonnenen: die Beleuchtung des Gelenkes genügt nicht, das Blatt zu einer Krümmung anzuregen, es ist vielmehr die Spreite, in der die Perzeption des Lichtreizes und der Anstoß zur Krümmung vor sich geht. Aber die Krümmung setzt sich auch auf das Gelenk fort, wenn dieses verdunkelt ist.

Die weitere Frage lautet nun: in welchen Zellen wird die aktive Krümmung bewirkt?

Zunächst liegt natürlich der Gedanke nahe, daß die Wassergewebszellen die eigentlich wirksamen seien, aber schon Debski und Schwendener haben darauf hingewiesen, daß es die Parenchymzellen sind, die unter diesen liegen. Sie schreiben den Wassergewebezellen auch eine große, aber mehr passive Rolle zu. Auch ich neige zu der Ansicht; vielleicht beteiligen sie sich auch insofern aktiv, als sie als optische Apparate, etwa Lichtfänge, dienen. Es ist mir auch aufgefallen, daß die Oberseite des Gelenkes stets behaart oder dunkler gefärbt ist. Wäre das vielleicht in Einklang damit zu bringen?

Schwendener stützt seine Meinung über das Wesen und die Bedeutung der Parenchymzellen auf Versuche, bei denen er das Parenchymgewebe durch Ausbohren entfernt hatte und wonach sich keine Krümmung mehr gezeigt hatte. Aber es erscheint mir fraglich, ob solche Eingriffe statthaft sind, wenn man zu einem sicheren Resultat gelangen will. Dasselbe gilt von den Versuchen (die ich auch ausführte), wobei das ganze Wassergewebe entfernt wurde. Auch in diesen Fällen bleibt eine echte Krümmung aus, wenn auch durch den Druck der Lamina eine Verbiegung zustande kommt.

Ich beschränkte mich deshalb darauf, das Wassergewebe durch Quer- und Längsschnitte unbrauchbar zu machen. Auf diese Weise erhielt ich die in der Regel deutliche, echte Krümmungen, die sich von den normalen nur dadurch unterscheiden, das der Übergang in die Schlafstellung langsamer vonstatten ging; ein Umstand, der in der verminderten mechanischen Festigkeit des Gelenkes ausreichende Erklärung findet.

Debski und Schwendener machten ähnliche Versuche. Da aber Debski ganze Partien des Wassergewebes entfernte, wird gegen ihn auch geltend zu machen sein, daß die Eingriffe zu groß waren. Schwen-

dener führt seine Versuche, wie er sagt, „selbstverständlich jedesmal in nahezu dampfgesättigter Luft aus". Doch das ist auch nicht statthaft, wie Erörterungen an späterer Stelle ergeben werden.

Aus diesen Versuchen geht also hervor, daß die Wassergewebezellen nicht unbedingt notwendig, wenn auch eine gute Mithilfe bei der Ausführung der Bewegungen sind. So bleibt also nur mehr die Annahme, daß es die Zone der Parenchymzellen ist, die auf das Wassergewebe folgt.

Es wäre nun natürlich von höchstem Interesse gewesen, an diesen Zellen direkte Beobachtungen auszuführen, die die Krümmungen restlos erklären. Daß sie sich verbreitern, so daß die Interzellularräume zwischen den Gefäßbündeln zusammengedrückt werden, ist schon eingangs erwähnt worden. Wie steht es aber mit dem osmotischen Druck?

Bei den Versuchen, diesen genau zu bestimmen, stellten sich besondere Schwierigkeiten ein, da die Beobachtung der Plasmolyse bei den Marantaceen nicht leicht ist. Verhältnismäßig günstig liegen die Verhältnisse bei Calathea Lietzei; bei Ctenanthe setosa war alle Mühe vergeblich.

Von der Verwendung der Lebendfärbung zur besseren Beobachtung der Plasmolyse sah ich ab, weil ich befürchtete, daß bei der Giftwirkung der Farbstoffe, die auch Eosin und Methylenblau in verdünnten Lösungen nicht abzusprechen ist, doch keine unantastbaren Resultate herauskommen können.

Kerstan, der den Turgordruck in den Geweben unter dem Einfluß des geotropischen und heliotropischen Reizes studiert hat, hat auch Calathea Lietzei untersucht und betont dort die Unmöglichkeit, die Plasmolyse in den Wasserzellen zu sehen, da der Inhalt infolge der einwirkenden Lösung in einzelne Teile zerfiele.

Nach meinen Befunden liegt die kritische Konzentration des plasmolysierenden Kalisalpeters bei 4%. Diese Zahl steht in stärkstem Gegensatz zu Debski's Befunden, der angibt, daß bei in Ruhe befindlichen Gelenken die Plasmolyse in den Zellen zwischen den Gefäßbündeln bei 15%, bei den Zellen außerhalb derselben bei 16% eintritt und daß bei gebogenen Gelenkteilen sich die Werte auf 17 und 20% erhöhen. Daß ein Unterschied zwischen den Parenchymzellen innerhalb und außerhalb der Gefäßbündel besteht, habe ich auch bemerkt, weil man bei ersteren die Plasmolyse viel schneller und deutlicher eintreten sieht, als bei letzteren. Aber die Zahlenwerte Debski's sind gegenüber den meinen so hoch, daß sie nicht miteinander verglichen werden können. Ich kann mir diese Unterschiede nur so erklären, daß bis zum Eintritt der Plasmo-

lyse eine geraume Zeit vergeht (½—¾ Stunden), und daß Debski diesen Umstand außer acht gelassen hat.

Auch schreibt Kerstan, daß er die plasmolytischen Befunde Debski's niemals bestätigen konnte. Doch fehlt bei ihm jede Angabe über die Höhe der Salpeterkonzentration, die er zur Einleitung der Plasmolyse benötigte. Er gibt nur an, daß er auf der Konvexseite eine Turgorzunahme von 0,5—1% gemessen habe, während doch Debski auf der Konkavseite eine solche festgestellt haben will.

Wenn also, so schloß ich weiter, osmotische Vorgänge die Krümmung bewirken, so muß es möglich sein, die Krümmungen wieder rückgängig zu machen. In der Tat ist dies leicht möglich, wenn man eine Salzlösung von geeigneter Konzentration wählt; aber diese ist nicht einmal nötig, schon wenn die Blätter in Wasser gelegt werden, geht die Krümmung zurück. Allerdings viel langsamer, als in plasmolysierender Lösung. Ferner muß dabei die Wärme des Wassers berücksichtigt werden; während man in kaltem Wasser mehr als einen Tag warten muß, gelingt es in warmem Wasser (ca. 30°) manchmal schon in mehreren Stunden.

Möbius ist zwar der Meinung, daß es nicht zur Aufhebung der Krümmungen genügt, ein Blatt ins Wasser zu legen, er habe keine Änderungen an Blättern gesehen, die die ganze Nacht im Wasser gelegen hatten. Das mag sein, aber ich glaube, daß andere Resultate zutage getreten wären, wenn bei den Versuchen die Temperatur eingehender berücksichtigt worden wäre und nicht etwa Blätter genommen werden, die wegen starker Verholzung überhaupt keine Krümmung mehr auszuführen imstande sind. Ich wandte diese Methode später oft an, wenn ich die Krümmungen eines Blattes wieder rückgängig machen wollte. Die Blätter verloren ihre Reaktionsfähigkeit durch das Liegen im Wasser nicht, und ich habe oft an Blättern, die 8 Tage im Wasser gelegen hatten, durchaus normale Bewegungen beobachten können.

Die Beobachtungen von Möbius, „daß sich die Krümmungen in den meisten Fällen in derselben Weise erhalten hatten, wenn die Pflanze 12 Stunden oder länger in einen dunklen Raum gestellt worden waren und daß die Krümmungen tagelang dieselben blieben, oder sich nur allmählich veränderten, wenn die Pflanze so gedreht worden war, daß die vorher dem Fenster zugewandte Seite jetzt von dieser abgewendet war", scheinen mir aber den Schluß, daß die heliotropischen Krümmungen durch Wachstum fixiert werden, nicht genügend zu begründen.

Einmal fragt es sich, ob der dunkle Raum überhaupt zur Ausführung einer Krümmung geeignet war. Es ist zu beachten, daß die Blätter im Dunklen sehr häufig Störungen zeigen, sei es nun, daß anormale

Bewegungen eingeleitet oder normale ausgeschaltet werden. Endlich lassen sich Krümmungen, die im dunklen Raum nicht wieder rückgängig gemacht werden konnten, dadurch beseitigen, daß man die Blätter einige Zeit in warmes Wasser legt.

Wie nun die Vorgänge bei der Bewegung im einzelnen vor sich gehen, will ich nicht entscheiden. Dazu ist meines Ermessens nur ein Physiologe mit größerer Erfahrung berechtigt.

Das eine scheint mir jedoch ganz sicher zu stehen, daß Debski und Schwendener in der Anschauung Recht haben, daß es sich bei der Blattbewegung der Marantaceen um reine Turgorschwankungen handelt, die etwa in der Art eintreten, wie sie Lepeschkin beschrieben hat.

So sehr auch die äußeren Erscheinungen, wie die deutliche Verkürzung der Gelenkunterschiede und die nicht zu messende Längenzunahme der Oberseite für Debski's Ansicht sprechen, daß die Krümmungen durch eine aktive Verkürzung der Unterseite hervorgebracht werden, so möchte ich doch an deren Richtigkeit zweifeln. Wohl findet sich auch bei Kohls Mechanik der Reizkrümmungen der Gedanke ausgesprochen, daß die Krümmungserscheinungen auf einer aktiven Verkürzung der Konkavseite zurückzuführen seien, aber diese Ansicht hat in der Folgezeit viel Kritik erfahren. Noll bemerkt dazu, daß Kohl damit eine Ansicht aufgestellt habe, die vor ihm seines Wissens noch kein Botaniker ernsthaft in Erwägung gezogen hat. Auch Pfeffer wendet sich gegen Kohl's Ansicht, ebenso Kerstan. Endlich konnte ich in der neueren Literatur nirgends mehr eine ähnliche Ansicht vertreten finden.

Die Bedeutung der Spaltöffnungen auf der Unterseite des Gelenkes.

Nachdem ich also festgestellt habe, daß die Bewegungserscheinungen bei den Marantaceen-Blättern auf Turgorschwankungen beruhen, reizte mich die Frage nach der Bedeutung der Spaltöffnungen, die so zahlreich auf der Unterseite des Gelenkes vorhanden sind.

Bei der Untersuchung des Ortes der Reizperzeption hatte ich bereits einige Tatsachen beobachtet, die mich auf eine besondere Bedeutung der Gelenkunterseite hinwiesen. Es war mir aufgefallen, daß allerhand Eingriffe nur dann von Wirkung waren, wenn ich die Unterseite des Gelenkes dazu verwandte. Ferner war es mir nicht entgangen, daß mehrere Methoden, die ich zur Erforschung derselben Sache anwandte, zu verschiedenen Resultaten führten. Nahm ich z. B. zur Verdunkelung Tusche, so zeigte die Krümmung weit weniger Störungen, als wenn etwa schwarzes Papier oder Stanniol zur Verwendung kam. Die Ursache

konnte unmöglich in größerer Festigkeit des Papieres oder des Stanniols liegen, da es in ganz schmalen Streifen, etwa dachziegelartig, um das Gelenk gewunden war. Die einzelnen Streifen konnten sich so gegeneinander verschieben und setzten der Blattbewegung kein Hindernis entgegen. Der Unterschied in der Wirkung der Tusche und des Papieres schien mir deshalb darin zu liegen, daß die Tusche dem Durchtreten der Gase und des Wasserdampfes weniger Widerstand entgegensetzt als Papier oder Stanniol. Es lag daher der Gedanke nahe, diesen Tatsachen näher zu treten. Auf Anraten des Herrn Dr. Renner verwandte ich zuerst Vaseline. Ich bestrich damit das Gelenk und die Mittelrippe, soweit das Wassergewebe reicht. Hierbei ergab sich das überraschende Resultat, daß nun die Blätter überhaupt keine Bewegungen mehr ausführten. Da ich erst an eine spezifische Wirkung der Vaseline glaubte, wiederholte ich die Versuche mit Kakaobutter, die ich in ganz dünner Schicht auf die Gelenkunterseite auftrug. Aber so oft ich auch den Versuch anstellte, das Resultat blieb stets dasselbe: Die Blätter rührten sich nimmer, die Bewegungen blieben aus. Auf diese Weise läßt sich auch die Stelle, in der die Krümmung eintritt, leicht verlegen und man kann Pflanzen, die normal ihre Krümmungen nur in der Lamina ausführen, dazu zwingen, nun das Gelenk dazu zu verwenden. Entfernt man das Fett, so treten wieder normale Krümmungen ein.

Anders war es jedoch, wenn die Blätter, die am Abend, wenn sie also eine starke Krümmung ausgeführt hatten, mit Kakaobutter bestrichen wurden. Dann konnte man häufig eine Geradestreckung des Gelenkes beobachten. Es scheint demnach, als ob die Blätter am Abend gewisse Spannungsunterschiede infolge des verschiedenen Druckes auf den antagonistischen Seiten des Gelenks hätten und daß diese auch ohne Wirkung der Spaltöffnungen ausgeglichen werden können, daß aber diese Spannungsdifferenzen gar nicht zustande kommen können, wenn die Funktion der Schließzellen ausgeschaltet wird.

Auch das Bestreichen der Blattunterseite mit Ausnahme der Mittelrippe ist mit einer Störung der Krümmung begleitet, wenngleich sie dadurch nicht ganz aufgehoben wird.

Worin mag nun dieses eigentümliche Verhalten begründet sein? Verschiedene Ursachen konnten hierbei in Betracht kommen. Entweder fehlte es infolge des Verschlusses der Spaltöffnungen an dem nötigen Sauerstoff oder es war die Transpiration zu sehr behindert; oder aber es könnte durch die Aufhebung der Assimilation die Ausführung der Bewegungen verhindert sein. Versuche, die Gelenke mit Chloroform zu behandeln, schlugen fehl, die Blätter starben in der Regel ab. So kam

ich auf die Idee, nasse Wattebauschstreifen auf die spaltöffnungsführenden Stellen zu binden. Dadurch war die Gasaufnahme nicht ganz verhindert, wohl aber die Wasserdampfabgabe. Hierbei stellte sich denn heraus, daß es sich in der Tat um die Transpiration handelte. Denn nun blieben die Bewegungen ebenso aus, so lange die Bäusche naß waren. Sobald sie eintrockneten, trat die Krümmung ein.

Gegen diese Versuche ließe sich nun einwenden, daß durch die nasse Watte nicht genügend Sauerstoff hindurchgehe und demnach die Transpirationsstörung doch nicht das wesentliche sei. Demgegenüber läßt sich aber ins Feld führen, daß die Versorgung mit Sauerstoff sicher leicht durch die Lamina erfolgen kann. Schon ein geringer Zug mit der Saugpumpe genügt, um einen ergiebigen Strom von Luft durch Blatt und Stiel zu saugen.

Vielleicht lassen sich hier auch die Versuche Schwendener's und Debski's anführen, denen es gelungen war, durch Eingipsen des Gelenkes dessen Bewegungsfähigkeit aufzuheben. Durch den Gips geht sicherlich Sauerstoff in genügender Menge hindurch, während der Wasserdampf erheblichen Widerstand darin findet.

Um aber sicher zu gehen, wurden die Versuche (in Jena) nun so ausgeführt, daß die Blätter in einen nach Möglichkeit dampfgesättigten Raum gebracht wurden. Dieser wurde so hergestellt, daß ein Untersatz aus einem mit seinen Rändern umgebogenen und verlöteten Zinkblech mehrere Zentimeter hoch mit Wasser gefüllt wurde. Über dieses wurde dann ein Glaskasten gestülpt. Durch eine kleine Gasflamme, die ständig unter dem Blech brannte, wurde die Temperatur des Wassers dauernd auf 25—30° gehalten, so daß es also stets etwas mehr als 10° wärmer war als die Zimmerluft. So steigen dauernd Dämpfe im Kasten auf, die sich an den kälteren Wänden verdichteten. Ferner stand das Innere des Glaskastens durch eine gebogene Glasröhre mit der Außenatmosphäre in Verbindung. Hier war es unzweifelhaft, daß genügend Sauerstoff vorhanden war, aber das Resultat blieb dasselbe. Die Blätter führten keine Bewegungen aus, während die Kontrollblätter, die daneben in einem anderen trockenen Glaskasten standen, Krümmungen bis zu 100° und mehr ausführten. In gekrümmtem Zustand in den Kasten gebrachte Blätter wurden nach kurzer Zeit gerade; erst wenn sie einige Zeit (ein bis mehrere Tage) in dem dampfgesättigten Raume verbracht hatten, zeigte sich hie und da eine geringe seitliche Ausbiegung am Gelenk, eine Krümmungsart, die wohl als pathologisch anzusehen ist, da eine solche sonst nicht zu beobachten war.

Zu diesen Versuchen seien einige Notizen aus dem Protokollbuch angeführt:

2. V. 12. Ein Blatt von Calathea Oppenheimiana wird 9 Uhr vormittags in den Kasten mit dampfgesättigter Luft gebracht. Die Rückseite des Blattes ist dem Lichte zugewendet. Innentemperatur 30°. Gelenk gerade. Es ändert sich nichts bis zum Abend.

Ein anderes Blatt wird mit gleicher Orientierung in einen daneben stehenden trockenen Kasten gestellt. Es führt bis um 4 Uhr nachmittags eine Krümmung von 100° aus. Daraufhin wird es in den feuchten Raum gebracht, wo es bis zum Abend wieder gerade wird.

4. V. 12. 10 Uhr vormittags werden drei Blätter mit je 90° Krümmungen in den feuchten Kasten gebracht. Ihre Gelenke werden bis zum Abend gerade. Doch zeigen sie eine kleine Biegung nach der Seite. 4 Uhr nachmittags wird ein Blatt mit geradem Gelenk, das seit dem 2. V. im feuchten Kasten gestanden hatte, in den trockenen übertragen. 8 Uhr abends zeigt sich eine Krümmung von 90°.

6. V. 12. Am Abend werden fünf Blätter, deren Krümmungen 90–100° betrugen, in den Dampfkasten gebracht. Die Temperatur sinkt infolge eines Versehens über Nacht auf etwa 15°. Am 7. V. 6 Uhr vormittags ist die Krümmung auf 80 und 90° zurückgegangen. 9 Uhr vormittags sind die Blätter zu 45° aufgestiegen (die Temperatur beträgt seit 7 Uhr 30°); 3 Uhr nachmittags ist die Krümmung auf wenige Grade zurückgegangen.

Denken wir nun an Schwendeners Versuche, der die Blätter, deren Gelenke er behandelt hatte, in fast dampfgesättigter Luft hielt, so ergibt sich nach meiner Ansicht ohne weiteres, daß sie nach den mitgeteilten Beobachtungen nicht mehr als beweisend gelten können.

Bis dahin ist nur von heliotropischen Versuchen die Rede gewesen; aber auch für andere Bewegungsarten haben die Befunde Gültigkeit. So für geotropische Krümmungen. Während die normalen, fixierten Blätter umgelegter Stöcke sich aufrichteten, blieben diejenigen, deren Spaltöffnungen mit Kakaobutter verschlossen waren, unverändert.

Fig. 8 zeigt die Abbildung einer so behandelten Pflanze (Calathea Oppenheimiana). Der Stock wurde am 3. V. 12 umgelegt; am 4. V. abends haben sich die normalen Blätter um 90 und mehr Grade zurückgebogen. Das Blatt *a*, bei dem die Unterseite des Gelenkes mit Kakaobutter bestrichen ist, ist gerade geblieben. Das Blatt *b*, dessen Blatt-

unterseite mit Ausnahme der Mittelrippe bestrichen ist, zeigt geringere Biegung als die normalen.

Zu einem interessanten Ergebnis führten die Versuche auf dem Klinostaten. Wurde das Blatt in horizontaler Lage gedreht und auf dem Gelenk und der Mittelrippe ein Wattebausch befestigt, der durch einen geeigneten Tropfapparat ständig naß gehalten wurde, so trat keine Krümmung auf. Wurde das Blatt in gleicher Lage im dampfgesättigtem Raum gedreht, indem die Achse des Klinostaten durch ein eigenes zu dem Zwecke gefertigtes Loch in der Wand des Dampfraumes gesteckt wurde, so trat ebenfalls keine Bewegung ein, oder die vorhandene Krümmung ging wieder zurück. Die Versuche wurden meist so ausgeführt, daß die Blätter durch Drehung um die horizontale Achse zu Krümmungen von etwa 90° veranlaßt und dann in den dampfgesättigten Raum gebracht wurden, wo sie weiter rotierten. Bald begann das Blattgelenk sich zu strecken. Nach Verlauf mehrerer Stunden war die Streckung beinahe vollendet und die Blätter krümmten sich nicht mehr, so lange sie in dem dampfgesättigten Raum gedreht wurden.

Fig. 8.

Als Beispiel diene das Blatt einer Ctenanthe setosa. Nachdem es mit allen Kautelen abgeschnitten war, wurde es durch eine geeignete Vorrichtung am Klinostaten so befestigt, daß es sich um seine horizontale Achse drehte. Es wurde durch 3tägiges Drehen (18.—20. V. 12 abends 5 Uhr) zu einer Krümmung von 140° veranlaßt. Von 5 Uhr nachmittags ab ließ ich die Spreite in der alten Lage in dampfgesättigtem Raum weiter rotieren. Nach $^1/_2$ Stunde war die Krümmung auf 70° zurückgegangen. Am folgenden Morgen (7 Uhr) betrug die Krümmung nur mehr 10°, um bis zum Abend 5 Uhr nahezu zu verschwinden. Um diese Zeit wurde das Blatt wieder in trockene Luft gebracht. 8 Uhr abends

betrug die Krümmung bereits wieder 45°, am nächsten Morgen 90° und am Abend wieder 135°. Nun wurde das Blatt entfernt. Seine Lebensfähigkeit hatte nicht nachgelassen.

Diese Entdeckung des engen Zusammenhanges zwischen Blattbewegung und Transpiration schien mir wichtig genug, um mich eingehender damit zu beschäftigen.

Es lag mir zunächst daran, festzustellen, ob diese Erfahrungen, die ich bei den Marantaceen gemacht hatte, auch bei anderen Pflanzen Gültigkeit haben. Indessen ergaben die Versuche kein einheitliches Resultat. Zum Teil halten die Pflanzen, die Variationsbewegungen ausführen, den Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum nicht genügend lange aus, daß man aus ihrem Verhalten Schlüsse ziehen könnte. Das gilt für Trifolium und Phaseolus, die alsbald die Blättchen hängen ließen und zugrunde gingen. Oxalis ertrug es längere Zeit (in der Regel 3 Tage). Doch blieben die Bewegungen nicht aus, zeigten aber eine Abnahme der Reaktionsgeschwindigkeit. Ähnliche Resultate ergaben die Versuche mit Biophytum sensitivum. Auch hier ist die Geschwindigkeit der Bewegungen der Blättchen gestört, die Bewegungsfähigkeit nicht aufgehoben. Noch geringere Störungen erlitt Marsilia. Mit Mimosa pudica schlugen jedoch alle Versuche fehl, da die Pflanzen den Aufenthalt in der dampfgesättigten Luft auch nicht einen Tag ohne Schädigung aushalten. Auch Porliera hygrometica wurde zum Versuch herangezogen; über einen Seitensproß wurde eine Glasglocke, in der nasse Watte lag, gestülpt und so verschlossen, daß die Wasserdämpfe nicht entweichen konnten. Es trat aber keine Störung ein. Die Blättchen innerhalb und außerhalb der Glocke zeigten keine Unterschiede.

Von ganz besonderem Werte war es mir aber zu konstatieren, daß Begonia semperflorens sich gerade so verhält wie die Marantaceen. Wurden zwei Exemplare dieser Spezies nebeneinander gestellt, das eine in trockene, das andere in dampfgesättigte Luft, so zeigte sich, daß nur das in trockener Luft befindliche innerhalb 3—4 Tagen deutlichen Heliotropismus aufwies, indem die Spreiten Flankenstellung einnahmen.

Für so wenig abgeschlossen und vollständig ich meine Versuche auch halte, so glaube ich doch daraus folgern zu dürfen, daß die Bewegung von Pflanzenorganen in gewisser Beziehung zur Transpiration steht und (je nach ihrem Angepaßtsein) auf Störungen in dieser reagieren. Manche zeigen völligen Stillstand (Marantaceae, Begonien), manche Störungen (Oxalis, Biophytum) und endlich gibt es solche, die auch in dampfgesättigter Luft sich normal verhalten (Marsilia).

Es wäre mir nun zum Vergleich sehr lieb gewesen, in der Literatur Angaben über Versuche zu finden, die über das Verhältnis der Pflanzenbewegungen zur Transpiration hätten Aufschluß geben können. Doch fand ich nichts, was dem entsprach.

Den Gedanken, daß die Blattbewegung, insbesondere die Variationsbewegung, mit der Transpiration zusammenhängt, hat Stahl bereits 1897 in seiner Abhandlung „Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen" ausgesprochen, ohne jedoch eingehendere Versuche über den Gegenstand angestellt zu haben. Stahl zeigt dort (pag. 87ff.) an dem Beispiel der Papilionaceen, daß die Möglichkeit der Blattbewegung für diese von Vorteil ist bei Pflanzen, die ihre Wasseraufnahme und -abgabe nicht durch Ausscheidung von Tropfen mittels Hydathoden regulieren können.

Auch E. Pantanelli hat an Porliera hygrometrica Versuche angestellt und gibt an, daß die Blättchen zu verschiedenen Tageszeiten ihre Öffnungsweite „in ragione inversa del valore igrometrico" änderten.

Eine merkwürdige Bestätigung meiner Ergebnisse fand ich in Arbeiten, die von ganz anderem Gesichtspunkt ausgegangen und auf völlig andere Ziele gerichtet waren, nämlich in denen über Lichtsinnesorgane von Haberlandt und seinen Gegnern. Die Versuche sind zwar nicht ganz gleich, aber das wesentliche, die Aufhebung der Transpiration, ist überall erreicht. Um seine Theorie zu erhärten, sucht Haberlandt nachzuweisen, daß die Aufhebung der Linsenfunktion in den Epidermiszellen vieler Blätter mit Variationsbewegung ihre Orientierungsfähigkeit sistiere. Zu dem Zwecke beobachtete er die Pflanze unter Wasser oder benetzte einzelne Blätter. Zunächst stellte er für Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris und Tropaeolum majus fest, daß sie unter Wasser keine Bewegungen ausführen. Ein Jahr später erschien nochmals eine Abhandlung über Begonia semperflorens, die „einen experimentellen Beweis für die Bedeutung der papillösen Laubblattepidermis als Lichtsinnesorgane" liefern sollte. Da ich ebenfalls mit dieser Pflanze gearbeitet hatte, sei sein Versuch etwas näher beschrieben. Er wurde so angestellt, daß die Stöcke in einen Kasten mit einseitiger Belichtung gebracht und zwei Blätter benetzt wurden, während die übrigen trocken blieben. Sein Resultat gibt Haberlandt wieder mit den Worten: „Während die Blätter mit unbenetzten Blattspreiten am 4. Tage nach Beginn des Versuches durch Drehungen bzw. Krümmungen ihrer Blattteile mehr oder minder vollständig in die neue fixe Lichtlage eingerückt waren, machten die beiden benetzten Blätter auch nicht den geringsten Versuch, in die transversalheliotropische Stellung bzw. günstigere Licht-

lage zu gelangen. Die Blattspreiten zeigten nach 4 Tagen noch dieselbe Lage wie vor Beginn des Versuches".

Von den gegnerischen Arbeiten war zunächst die von Gius von großem Interesse für mich. Er sucht Haberlandt zu zeigen, daß viele Pflanzen unter Wasser ihre Fähigkeit der Perzeption des Lichtreizes nicht verlören, obwohl dann die Wirkung der Haberlandt'schen Lichtsinnesorgane ausgeschaltet sei. Gius verwandte einmal Keimlinge von Vicia faba, Phalaris canariensis, Panicum milliaceum. Er stellte bei Vicia fest, daß zwar die Perzeption des Lichtes durch das Wasser nirgends aufgehoben wurde, daß aber die Krümmungen bei Vicia im Wasser gegenüber den in der Luft befindlichen bedeutend langsamer verliefen und daß bei Verdunklung rasch eine Aufrichtung der Keimlinge erfolgt. Etwas geringer waren die Störungen bei Phalaris; bei Panicum sind sie nicht nennenswert. Ferner untersucht Gius die Wirkung bei den heliotropischen Blattbewegungen von Heteranthera zosterifolia, Ludwigia Mullertii, Lysimachia nummularia, Ficus barbata und stipulata, Tradescantia viridis, Glechoma hederacea, Philodendron subovatum, Monstera deliciosa.

Ludwigia, Lysimachia, Ficus stipulata, Glechoma hederacea, und Monstera deliciosa reagierten gut, bei Ficus barbata und Philodendron war eine mehr oder minder große Störung zu konstatieren, bei Tradescantia ist das Resultat unsicher und bei Heteranthera erfolgt keine Krümmung im Blatt, sondern im Sproß. Endlich hat Gius die Haberlandt'schen Versuche mit Humulus lupulus, Begonia discolor, Ostrya vulgaris, Tropaeolum majus wiederholt und gefunden, daß bei ihnen in der Tat keine Krümmung eintritt. Zu diesen kann ich auf Grund eigener Wasserversuche die Marantaceen hinzufügen.

Ungefähr gleichzeitig mit Gius' Arbeit erschienen die Arbeiten von Kniep, Nordhausen und Albrecht. Sie verwandten im Gegensatz zu Gius außer Wasser noch andere Mittel, um die Papillenwirkung aufzuheben: Öl (Kniep), Gelatine (Nordhausen), Seidenpapier (Albrecht und Kniep). Ihre Resultate laufen entsprechend denen von Gius darauf hinaus, daß sie die Notwendigkeit der Annahme von „Lichtsinnesorganen" in Abrede stellen. Ein näheres Eingehen auf ihre Versuche ist nicht nötig, weil sie für meine Frage nach der Transpiration kaum in Betracht kommen, da diese drei Forscher ausschließlich die Blattoberseite mit den genannten Mitteln behandelten und so die Transpiration nicht wesentlich schädigten.

Überlegt man sich nun die Ergebnisse Haberlandt's und seiner Gegner, sowie die meinen, so wird man zugeben müssen, daß Haber-

land's Deutung, daß die Aufhebung der Bewegung durch Benetzung und Untertauchen unter Wasser auf die Aufhebung der Papillenwirkung als Lichtsinnesorgane beruhe, sicher nicht die einzige zulässige ist: zumal wenn man bedenkt, daß dazu schon der Aufenthalt in dampfgesättigtem Raum genügt, wo doch die Linsenfunktion der Epidermiszellen nicht aufgehoben wird. Kann ich da nicht mit demselben Rechte folgern, daß die Aufhebung der Transpiration der eigentliche wirksame Faktor bei der Unterdrückung der Blattbewegung gewesen ist? So wenig ich meinen Schluß für unbedingt richtig und völlig bewiesen halte, so darf ich doch diese Folgerung daraus ziehen, daß in Versuchen der Haberlandt'schen Art erst dann ein sicherer Schluß möglich ist, wenn vorher für die in Anwendung kommende Pflanze festgestellt ist, daß sie auch unbeachtet der Transpirationsverhältnisse normale Bewegungen ausführen kann.

Ferner möchte ich zu bedenken geben, ob es statthaft ist, zur Verdunkelung eines Organes ohne weiteres ein Mittel anzuwenden, das gleichzeitig die Transpiration aufhebt. Solche Mittel sind aber Stanniol, Papier, Lederstrümpfe, verklebte Glasröhren, wie sie bei den Versuchen Haberlandt's und seiner Gegner in Anwendung kamen. Ist es nicht gut möglich, daß die Tatsache, die Haberlandt und Kniep konstatieren, daß nämlich die Neigung der Blätter, deren Stiel „verdunkelt" ist, nicht oder nur selten bis zur Transversalstellung fortschreitet und daß dazu die Beleuchtung des Stieles erforderlich ist, in einem Fehler der Verdunkelungsmethode liegt?

Haberlandt hat auch zwei Marantaceen zu seinen Versuchen verwendet, Maranta bicolor Ker.[1]) und Maranta Kerchoveana Morren. Da ich mich einmal so eingehend mit der Theorie der Lichtsinnesorgane hatte beschäftigen müssen, beschloß ich mich mit Maranta Kerchoveana näher zu befassen und dort die Notwendigkeit der Ocellenwirkung zu studieren.

---

1) Haberlandt muß unter Maranta bicolor eine andere Spezies im Auge gehabt haben als die, welche ich unter diesem Namen in den botanischen Gärten von Jena und Dahlem-Berlin kennen gelernt habe. Denn er schreibt von ihr, daß sie „zu beiden Seiten der Mittelrippe zwischen den stärkeren Seitennerven je eine Reihe roter Flecken mit Sammetglanz haben, die an älteren Blättern allmählich verblassen und lebhaft grün werden". Diese Beschreibung trifft nur für Maranta Kerchoveana oder zebrina zu. Die mir bekannte bicolor hat keinen Sammetglanz und keine roten Flecken, sondern ist dunkelgrün und hat zu beiden Seiten der Mittelrippe ein breites Silberband, das auf Reflexion des Lichtes in den Interzellularen begründet ist.

Maranta Kerchoveana hat zu beiden Seiten der Mittelrippe mehrere sammetartige dunkelrote Flecke, die später grün werden; die über diesen liegenden Epidermiszellen tragen Papillen. Haberlandt hat festgestellt, daß Blätter, „deren Gelenke mit schwarzen Papierschirmen oder Staniolumhüllung verdunkelt waren, in der heliotropischen Kammer die fixe Lichtlage nicht vollkommen einnahmen, wenn sie auch nach einer Reihe von Tagen eine günstigere Lichtstellung zeigten als zu Beginn". Nach meinen Versuchen ist dies leicht zu verstehen. Hätte Haberlandt den ganzen krümmungsfähigen Teil der Mittelrippe mit Stanniol bedeckt, so würde er wahrscheinlich noch geringere Wirkung erzielt haben.

Ich führte meine Versuche in der Art aus, daß ich die papillösen Flecke mit einer dicken Lage selbst angeriebener, unschädlicher chinesischer Tusche bestrich. Nach Haberlandt's Theorie wäre nun eine geringere Wirkung zu erwarten gewesen, da doch das Licht durch die geschwärzten Wände der Epidermiszellen aufgehalten wurde. Aber es ergab sich die überraschende Tatsache, daß die so behandelten Blätter viel stärker reagierten als die normalen. Sie gingen (die Versuche wurden in der ersten sonnigen und heißen Hälfte des Juli 1912 (ausgeführt bei einer Gewächshaustemperatur von 20—24°) bereits nach einer Stunde nach Beginn des Versuches (9 Uhr V.) in Parallelstellung über oder traten in diese ein, wenn andere Blätter sie nicht einnahmen und am Abend blieben sie bis zum Eintritt der völligen Dunkelheit in Tagesstellung, um dann erst die Gelenke zu strecken und in die senkrechte Schlafstellung überzugehen. Auch waren die Winkel, welche die geschwärzten Blätter mit der Sproßachse bildeten, erheblich größer, als die normalen und betrugen nicht selten 100°.

Nach diesen Erfahrungen schien es also, als ob in der Tat die Wirkung durch die Störung der Papillenwirkung eingetreten ist.

Darnach schien mir also die Wirkung in der Schwärzung zu liegen. Um dies festzustellen, verwandte ich nun Blätter einer anderen Spezies, die keine Papillen trägt, jedoch zweifarbig ist; Maranta undulata. Sie hat eine dunkelgrüne Spreite mit silberhellem Band. Hier waren die Ergebnisse mindestens ebensogut, wobei es gleichgültig war, ob ich die hellen oder dunklen Partien schwärzte. (In mehreren Fällen war die Wirkung so stark, daß die Blätter am folgenden Morgen ihre Krümmungen noch nicht rückgängig gemacht hatten.) Endlich ging ich dazu über, ganz grüne Blätter von Ctenanthe Steudneri und Ctenanthe setosa zu verwenden, indem ich auf den Blättern einzelne Partien schwärzte. Die geschwärzten Blätter reagierten mit wenigen Ausnahmen stärker

als die normalen. Bei Ctenanthe setosa war der Erfolg nicht so gut, aber immerhin wahrnehmbar.

Auch Blätter von Tropaeolum majus und Chenopodium schienen durch Schwärzung beeinflußt zu werden. Leider schwand in der zweiten Hälfte des Monats Juli die Sonne und es begann eine lange Regenperiode; so kam ich nicht mehr dazu, die Versuche im Freien an anderen Pflanzen durchzuführen.

Ich bin geneigt, aus diesen Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die Ursache dieser gesteigerten Reaktion darin zu suchen ist, daß durch die Schwärzung eine noch höhere Erwärmung und damit verbunden noch lebhaftere Transpiration, als durch die Stahl'schen Papillenlichtfänge erzielt wird. Daß man nicht die Lichtsinnesorgane, d. h. die Papillen dafür verantwortlich machen darf, scheint mir klar zu liegen, da ihre Wirkung ja ausgeschaltet war, und auch Blätter ohne diese Organe keine Unterschiede zeigten.

Wenn man nach einer Bedeutung der Papillen sucht, wird man daher wohl richtiger gehen, Stahl's Deutung dieser Gebilde als Lichtfänge anzunehmen, die im Dienst der Transpiration und damit der Nahrungszufuhr stehen.

Ob wir in den Marantaceen ein Beispiel und einen Beweis haben für Stahl's Annahme, die Blattbewegungen ständen überhaupt im Dienste der Transpiration, kann erst entschieden werden, wenn die Transpirationsverhältnisse und das Wasserbedürfnis der Marantaceen genau klargelegt sein wird. Dies festzustellen, wird mein nächstes botanisches Ziel sein.

Ergebnisse.

1. Die Bewegungen der Marantaceen-Blätter sind Variationsbewegungen, also durch Turgoränderung hervorgerufen.

2. Die Spaltöffnungen auf der Gelenkunterseite spielen bei den Krümmungen eine wesentliche Rolle; ihre Ausschaltung durch Bestreichen mit Kakaobutter oder durch Wasser (nasse Wattebäusche und Übertragung in dampfgesättigten Raum) ist gleichbedeutend mit der Aufhebung der Blattbewegung.

3. Aufhebung der Transpiration verursacht auch bei einigen anderen Pflanzen Störungen in der Blattbewegung.

4. Durch Ausschaltung der „Linsenfunktion" ist bei Maranta Kerchoveana E. Morren die Krümmungsfähigkeit oder die Orientierung des Blattes nicht aufgehoben.

Über mehrzellige Sporen bei Laubmoosen.

Von **Th. Herzog.**

Bisher stand die Familie der Dicnemonaceae mit ihren vielzelligen Riesensporen[1]) ganz isoliert da unter den Laubmoosen — eigentümlich genug, da es sich bei ihnen nicht um vereinzelte Fälle, sondern um die gesamte nicht unbedeutende Zahl ihrer Arten handelt und die Familie auch pflanzengeographisch eine sehr wohl umgrenzte Gruppe ist. Ihr Verbreitungsbezirk ist rein australisch-antarktisch.

Um so interessanter ist der Nachweis, daß es auch in einer anderen Verwandtschaftsreihe, die entwicklungsgeschichtlich sicher nichts mit den Dicnemonaceen zu tun hat, mehrzellige Sporen gibt. Ich fand solche bei zwei Cryphaea-Arten des bolivianischen Bergwaldes, die also unter ähnlichen klimatischen Bedingungen, wie die Dicnemonaceen wachsen. Beide sind in „Die Bryophyten meiner zweiten Reise durch Bolivia", Bibliotheca botanica, Heft 87 als neu beschrieben und abgebildet. Äußerlich, und zwar sowohl im Wuchs als in der Blattstruktur, Kapselform und Peristom sehr voneinander verschieden, besitzen beide Arten, Cryphaea macrospora und C. gracillima sehr ähnliche, auffallend große Sporen. Ihr Durchmesser ist im Reifezustand bei C. macrospora 44—48 μ, bei C. gracillima 44—52 μ, die Form etwas unregelmäßig kugelig bis kurz walzenförmig. Die Spore ist von einem leicht gekörnelten derben Exospor umgeben und sehr reich an Chlorophyll und Reservestoffen. Das merkwürdigste an ihnen sind jedoch deutlich ausgebildete Längs- und Querwände, welche bei C. macrospora die Spore in Quadranten von ziemlich gleichem Inhalt zerlegen. Unter den Sporen der gleichen Kapsel finden sich aber daneben alle Stadien vom Einzelzustand über zwei und drei Zellen bis zur Quadrantenbildung, welche hier den Abschluß darstellt. Man kann sich dabei an den nahezu gleichen Dimensionen dieser verschieden weit in Teilung getretenen Sporen überzeugen, daß die Teilung erst eintritt, wenn die Spore ihre definitive Größe erreicht hat. Bei C. gracillima treten nach der ersten Querwand die nächsten Wände unregelmäßiger auf und führen so zu Vier- bis Acht-Zellstadien, bei welchen die einzelnen Zellen unregelmäßiger geformt als bei C. macrospora und ungleich groß sind.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, 1. Aufl., pag. 345.

Wir haben es also bei diesen beiden Arten mit echt mehrzelligen Sporen zu tun, welche in dieser Form schon in der geschlossenen Kapsel vorhanden sind. Von den vielzelligen Sporen der Dicnemonaceen unterscheiden sie sich einmal durch die geringeren Maße und dann auch durch ihre der gewöhnlichen Sporenform näherstehende Gestalt. An die gewöhnlichen Laubmoossporen erinnert das derbe Exospor, das bei der reifen, zur Aussaat gelangenden Spore noch unverändert erhalten, also nicht wie bei den Dicnemonaceen zersprengt ist.

Die Sporen dieser beiden Cryphaea-Arten scheinen mir besonders bemerkenswert als eine Mittelform zwischen dem gewöhnlichen, einzelligen Typus und dem hochspezialisierten vielzelligen Typus der Dicnemonaceen, wo die im Kapselinnern schon früh einsetzende Keimung zu mächtigen, vielzelligen Körpern führt[1]).

Wenn wir uns entwicklungsgeschichtlich diesen Übergang von der Einzelligkeit zur Vielzelligkeit der Spore vorstellen wollen, können wir wohl als ersten Schritt — von der in der Regel kleinen Spore aufwärts — eine Vergrößerung derselben, also eine Zunahme des Umfanges und Vermehrung des Zellinhaltes annehmen. In dieser Annahme unterstützen uns diejenigen Fälle, wo wir in einzelnen Gattungen oder Familien neben normal kleinsporigen Arten solche mit sehr großen Sporen und zugleich reichem Chlorophyllgehalt finden. Diese Verselbständigung der Spore durch die Mitgabe reicher Reservestoffe und ihre Fähigkeit, lebhaft zu assimilieren, ist wohl die erste Bedingung zur Entwicklung der noch höher spezialisierten mehr- und vielzelligen Sporenkörper, die sich fast wie Brutkörper verhalten und wo man im eigentlichen Sinn des Wortes von „Viviparie“ sprechen kann.

Einen Fall, den man etwa als Vorstufe zur Ausbildung der beschriebenen Cryphaeasporen betrachten kann, habe ich bei einer Macromitrium-Art des bolivianischen Bergwaldes gefunden. Dieselbe ist am angeführten Orte als M. macrosporum beschrieben und abgebildet. Ihre Sporen sind ebenfalls meist etwas unregelmäßig kugelig bis sehr kurz walzenförmig und haben einen längeren Durchmesser von 60 bis 70 μ. Sie sind jedoch noch einzellig und von einer dicken Sporenhaut umgeben, erinnern aber sonst durch ihren reichen Inhalt an Öl und den Chlorophyllgehalt sehr an die Cryphaeasporen. Es wäre noch zu untersuchen, ob diese eigentümlichen Macromitriumsporen bei der Aussaat zunächst Teilungswände innerhalb der Sporenwandung bilden und so

1) Vgl. auch Mesotus celatus (Goebel, Archegoniatenstudien X, Flora 1900, Bd. XCVI, pag. 60).

2) S. Goebel, Organographie II, pag. 346.

ein den reifen Cryphaeasporen entsprechendes Stadium durchlaufen; die schon 3 Jahre alten Sporenkapseln bieten zwar nicht viel Aussicht auf ein erfolgreiches Experiment. Immerhin soll es noch angestellt werden, ebenso wie eine Aussaat der mehrzelligen Cryphaeasporen, deren Keimung gewiß manches Interesse bietet.

Daß wir bei den großen Sporen von Macromitrium an eine phylogenetische Vorstufe des Mehrzellstadiums der Spore denken dürfen, ergibt sich aus dem Verhalten der Sporen von Werneriobryum, das in seinen vegetativen Teilen, wie im Peristom den Dicnemonaceen nahe steht, aber noch einzellige, allerdings sehr große (80×65—120×50 μ) Sporen besitzt. Ich habe die interessante Gattung, welche mein Freund Dr. E. Werner, †, vor Jahren an der Spitze des Gelu (Deutsch-Neu-Guinea) entdeckte, in Hedwigia, Bd. XLIX beschrieben und abgebildet. Wir hätten hier also im gleichen Verwandtschaftskreis sowohl einzellige wie vielzellige Sporen.

Die Art und Weise, wie solche Riesensporen zustande kommen, kann natürlich nur durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen am lebenden oder unter diesen bestimmten Gesichtspunkten an Ort und Stelle fixiertem Material nachgewiesen werden, da Herbarpflanzen in der Regel nur einen einzigen Reifezustand der Kapseln enthalten. Trotzdem möchte ich hier noch eine Beobachtung mitteilen, die mir auf die Vorgänge bei der Sporenbildung ein gewisses Licht zu werfen scheint. In den reifen Kapseln von Macromitrium macrosporum findet man nämlich neben den großen, reifen, mit Chlorophyll und Reservestoffen angefüllten Sporen eine große Zahl kleiner, inhaltleerer, meist halbzerdrückter Sporen, die zu der Auffassung führen, daß die großen Sporen ihre Masse auf Kosten der zurückbleibenden Sporen vermehren, und die Vermutung nahe legen, daß letztere in der Entwicklung der normalen, keimfähigen Sporen die Rolle von Nährzellen spielen. In geschlossenen, offenbar verkümmerten Kapseln der gleichen Macromitrium-Art fand ich inhaltsleere, geschrumpfte Sporen von rostgelber Farbe, die nur zum Teil noch tetradenartig zusammenhingen und anscheinend einen Fall darstellten, wo es zur Differenzierung kräftiger Sporen überhaupt nicht kommen würde und wo alle auf mittlerer Größe stehen bleiben. Mehr läßt sich zurzeit über diese eigentümlichen Sporen nicht sagen.

Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen.

Von **K. Linsbauer** (Graz).

Haben die grundlegenden Untersuchungen Schwendener's und seiner Schule die Mechanik der Spaltöffnungsbewegungen klar gelegt, so verdanken wir den wertvollen Arbeiten von Brown und Escombe und namentlich von Renner eine Vertiefung unserer Kenntnisse der physikalischen Seite des Problems der stomatären Transpiration. Die längst erkannte Abhängigkeit der Stomatärbewegungen vom Komplex der gegebenen Bedingungen, also die eigentliche biologische Analyse, ist dagegen noch lange nicht in dem Maße vorgeschritten, wie es bei der Wichtigkeit des Vorganges und seiner Bedeutung für das Verständnis anderer fundamentaler Lebensprozesse erwünscht und mit Hilfe der gegebenen Methodik möglich wäre, die namentlich in den letzten Jahren durch die Arbeiten von Darwin, Molisch u. a. ihre Ausbildung erfahren hat. Diesem methodischen Fortschritte ist bereits eine Reihe wertvoller Ergebnisse zu danken. Einen weiteren Beitrag zu dem Probleme sollen auch die folgenden Ausführungen bringen, die einen Teil meiner in den letzten Jahren durchgeführten Untersuchungen umfassen. Mir schien es dabei in bezug auf einige Fragen wichtiger, das Verhalten einzelner, besonders geeigneter Versuchspflanzen genauer zu studieren, als die große Zahl von Einzelbeobachtungen um ein weiteres zu vermehren.

Am eingehendsten untersucht ist jedenfalls die Abhängigkeit der Stomatärbewegung von Licht und Feuchtigkeit, Faktoren, welche in der Regel gleichsinnig eine Öffnungstendenz der Stomata auslösen. Dabei fehlt es jedoch nicht an einer Reihe von Ausnahmen; es liegen vielfache Angaben vor, denen zufolge die Stomata gewisser Pflanzen im Dunkeln oder im welken Zustande zu einer Schließbewegung nicht befähigt sind. Diese Ausnahmen sind zum Teil wenigstens biologisch, keineswegs aber physiologisch verständlich, um so weniger, als es sich um ein verschiedenes Verhalten im Prinzipe gleich konstruierter Apparate handelt. Zudem stimmen die Befunde der einzelnen Forscher keineswegs immer miteinander überein; die Angaben fallen vielmehr zum Teil je nach der angewandten Untersuchungsmethode oder anderen, zumeist nicht näher definierten Bedingungen recht verschieden aus, ein Beweis, daß wir die Bewegungsbedingungen noch nicht völlig übersehen, viel weniger beherrschen können. Gerade der Regulationsvorgang der Stomatärbewegung

ist jedoch namentlich für das Verständnis des Transpirationsproblems von solcher Bedeutung, daß man jedenfalls Burgerstein nur beipflichten kann, wenn er verlangt, daß Transpirationsversuche stets mit Beobachtungen der Spaltweite verknüpft werden sollten.

Methode.

Die spezielle Methodik, deren ich mich bediente, wird fallweise erläutert werden. Zur Beurteilung der Spaltweite stehen heute eine ganze Reihe von Methoden zur Verfügung[1]), die alle unter Umständen gute Dienste leisten können. Solche Methoden, welche nur indirekt einen Schluß auf die Spaltweite gestatten, wie die Stahl'sche Kobaltmethode, kamen für die Zwecke dieser Untersuchung nicht in Betracht.

Es handelte sich mir daher hauptsächlich um die Wahl zwischen direkter mikroskopischer Untersuchung, Molisch' Infiltrations- und Darwin's Porometermethode. Liefert die letztere genauere, zahlenmäßige Ergebnisse, so hat die Infiltrationsmethode unter anderem den Vorzug der leichten Anwendbarkeit, der bei Versuchen am natürlichen Standort nicht zu unterschätzen ist, was mich unter solchen Umständen zu ihrer Wahl bestimmte. Auch dieses Verfahren wurde in neuerer Zeit mehrfach modifiziert; auf die für spezielle Zwecke getroffenen Abänderungen durch Neger und Dengler brauchte ich jedoch keine Rücksicht zu nehmen, da ich in der Auswahl für die Methode geeigneter Versuchspflanzen nicht gebunden war.

Um den Grad der Spaltweite beurteilen zu können, brachte Molisch eine Reihe von Infiltrationsmedien in Vorschlag, die eine verschiedene Porenweite zum Eindringen voraussetzen. C. Stein hat im Anschluß an Stahl eine andere weiter abgestufte Reihe aufgestellt, die noch genauere Resultate ergeben soll.

Die Infiltrationsintensität ist jedoch nach meinen Erfahrungen auch für ein und dasselbe Infiltrationsmittel je nach der Spaltweite innerhalb gewisser Grenzen verschieden. Ich beschränkte mich daher zum Zwecke orientierender Untersuchungen in der Regel auf die Anwendung von Alkohol allein, der etwaige Differenzen am klarsten erkennen läßt: gelegentlich wurde ergänzend auch das Verhalten gegen Benzol geprüft. Mehr als eine ungefähre Schätzung des jeweiligen Stomatärzustandes darf billigerweise ohnehin nicht von der Infiltrationsmethode verlangt werden, zumal die Stärke der Infiltration wohl nicht allein von der Weite, sondern auch von der Zahl der jeweilig geöffneten Spalten ab-

1) Neuere Übersicht bei V. Grafe.

hängt und vielleicht auch von der Höhe des Gasdruckes in den Interzellularen beeinflußt wird[1]). Bei der Mehrzahl unserer krautigen Pflanzen, von denen diese Untersuchung ausschließlich handelt, infiltriert Alkohol, maximale Spaltweite vorausgesetzt, fast momentan das ganze Blatt; bei zunehmender Verengerung der Spalte vermindert sich schließlich die Infiltration so weit, daß sie nur mehr an einer mehr oder minder großen Anzahl distinkter Stellen auftritt. Zur bequemeren Darstellung werde ich in der Folge die Infiltration mit Alkohol oder Benzol mit A bzw. B bezeichnen und die beiläufige Stärke der Infiltration durch einen rechts davon stehenden Index andeuten. Ich unterscheide in dieser Weise drei Infiltrationsstufen, die ich nach abnehmender Stärke mit A_3, A_2, A_1 (bzw. B_3, B_2, B_1) bezeichne; gelegentlich konnten noch Zwischenstufen mit befriedigender Sicherheit unterschieden werden, die entsprechend mit A_{3-2} oder A_{2-3} usw. gekennzeichnet wurden.

Es versteht sich auch von selbst, daß das Bild einer maximalen Infiltration bei verschiedenen Pflanzen ein abweichendes ist, die an solchen gewonnenen Ergebnisse somit untereinander nicht verglichen werden können.

Neben der Infiltrationsmethode wurde speziell bei Laboratoriumsversuchen in ausgedehntem Maße die unmittelbare mikroskopische Untersuchung der Spaltweite vorgenommen. Ich verkenne durchaus nicht den Wert von Darwin's Porometermethode, die für quantitative Untersuchungen unentbehrlich geworden ist, doch scheint mir die direkte mikroskopische Prüfung mit Unrecht in Mißkredit gekommen zu sein. Liefert das Porometer Durchschnittswerte, so lehrt die mikroskopische Kontrolle individuelle Differenzen im Verhalten der einzelnen Stomata kennen, deren Ursache erst der Erforschung bedarf. Ich muß jedoch von vornherein betonen, daß ich bei der mikroskopischen Untersuchung auf die Verwendung von Flächenschnitten prinzipiell verzichtete. Die schwerwiegenden Einwände, welche gegen diese seinerzeit geübte Methode von Schwendener u. a. mit Recht erhoben wurden, sind allgemein bekannt. Auch die von Lloyd geübte Methode der schnellen Fixierung der abgezogenen Epidermen mit heißem Alkohol — Renner bezeichnet sie als „sehr brauchbar, aber auch als recht gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig" (l. c. pag. 492) — möchte ich im Notfalle nur dort verwenden, wo die Untersuchung lebenden Materials aus irgendwelchen Gründen unmöglich ist. Schwendener selbst benutzte

---

1) Vgl. das Austreiben der Luft aus Interzellnlaren bei Zusatz von Äther oder Alkohol.

bekanntlich zu seinen grundlegenden Untersuchungen relativ dicke Flächenschnitte, welche in Öl oder trocken untersucht wurden, wodurch eine abnormale Wasseraufnahme durch die Schließ- oder Epidermiszellen vermieden wurde. Ich selbst beschränkte mich durchaus auf die mikroskopische Untersuchung intakter Blätter oder Blattfragmente, die entweder trocken oder seltener nur auf der spaltöffnungsfreien Oberseite mit Wasser benetzt unter das Mikroskop kamen. Ist die Beobachtungsdauer auf wenige Minuten beschränkt, so hat man die Gewähr, die Stomata in völlig normalem Zustande prüfen zu können[1]). Die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes wurde bereits von Kohl in ausgedehnterem Maße angewendet; er bevorzugte hierbei Wasserpflanzen mit Schwimmblättern, auf deren Benutzung ich jedoch deshalb verzichtete, weil sich ihre Stomata in anatomischer und physiologischer Hinsicht beträchtlich von denen der Landpflanzen unterscheiden. Ich erinnere nur an das Verhalten der Schwimmblätter (Potamogeton-Arten u. a.), deren Stomata sich mit zunehmendem Wasserverlust immer mehr öffnen, während sie sich bei Immersion des Blattes — wieder umgekehrt wie bei den Landpflanzen — schließen.

Wenn die direkte mikroskopische Untersuchung des unversehrten Blattes bisher so selten geübt wurde, so liegt es jedenfalls nur daran, daß sie — wie auch Molisch bemerkt — anscheinend nur selten anwendbar ist. Natürlich setzt sie ein gewißes Maß von Transparenz des Blattes und nicht allzutief eingesenkte Stomata voraus. Ich war aber überrascht von der Häufigkeit solcher Blätter, welche diesen Bedingungen entsprechen. Die große Mehrzahl der Blätter krautiger Pflanzen unserer Flora liefert bei mittleren Vergrößerungen hinreichend scharfe Bilder, so daß die Spaltweite größerer Stomata mit ziemlicher Genauigkeit mikrometrisch gemessen werden kann. Ja selbst relativ dicke Blätter lassen bei entsprechend starker Durchleuchtung eine unmittelbare Untersuchung zu. Dagegen ist es allerdings nicht mit Sicherheit zu entscheiden, ob bei geschlossenem Spalt der Verschluß wirklich ein hermetischer ist, was jedoch von anatomischen Konstruktionsdetails abhängt und nicht von der Bewegungstätigkeit als solcher, von der hier allein die Rede sein soll.

Vorversuche.

Ehe ich an die Ausführung der geplanten Untersuchungen ging, mußten zunächst einige Vorversuche erledigt werden. Sie bewegten sich

1) Selbstverständlich dürfen die am äußersten Rande des Blattfragmentes situierten Stomata nicht berücksichtigt werden.

nach zwei Richtungen. Erstens mußte geprüft werden, ob Verletzungen der Blätter einen wesentlichen Einfluß auf die Beweglichkeit und den Öffnungszustand der Stomata ausüben. Eine solche Feststellung war deshalb erforderlich, weil zur mikroskopischen Untersuchung in der Regel nur quadratische Ausschnitte aus den Blättern von 3—5 mm Seitenlänge benutzt wurden. Zweitens sollten Versuche darüber orientieren, inwieweit die Beweglichkeit durch Alter und Lage der Stomata beeinflußt wird.

1. Einfluß von Verletzungen des Blattes auf die Stomata.

Obgleich ich die verschiedenartigsten Blätter daraufhin untersuchte, ließ sich doch niemals ein anderer Effekt der Verletzung ermitteln, als die lange bekannte Erscheinung des Öffnens der Stomata, welche unmittelbar an verletzte Epidermiszellen angrenzen. Es konnten somit unbedenklich auch Blattausschnitte zur mikroskopischen Untersuchung herangezogen werden, wofern nur der Öffnungszustand der peripher gelegenen, an die Schnittfläche angrenzenden Stomata von der Betrachtung ausgeschaltet wurde. Ob vielleicht geringfügige Differenzen in der Reaktionsgeschwindigkeit oder der Öffnungsweite gegenüber völlig intakten Blätter auftreten, habe ich nicht verfolgt, zumal es sich bei meinen Untersuchungen nur um relative, nicht absolute Effekte handelte.

Von der großen Zahl der untersuchten Pflanzen machte nur eine einzige eine Ausnahme, Chlorophytum Sternbergianum Steud. (= Hartwegia comosa Hort.). Bei Wiesner (I, pag. 493) findet sich die Angabe, daß die Stomata dieser Pflanze auch bei längerem Aufenthalt im Dunkeln in weit geöffnetem Zustande verharren können. Kohl hingegen fand (l. c. pag. 41) bei mikroskopischer Untersuchung der intakten Blätter einen normalen Spaltenverschluß im Dunkeln. Er führt die Differenz in der Beobachtung darauf zurück, das Wiesner die Untersuchung vielleicht an der abgelösten Epidermis vornahm, verfolgt aber die Sache nicht weiter. Ich untersuchte zunächst vergleichsweise intakte Blätter und Blattfragmente (jedoch keine Flächenschnitte) und konnte mich leicht davon überzeugen, daß die Stomata der ersteren im Dunkeln eine normale Schließbewegung ausführten. Die aus Dunkelblättern herausgeschnittenen, trocken untersuchten Blattfragmente wiesen jedoch stets offene Stomata auf, deren Anzahl während der Beobachtung sichtlich zunahm. Ich will diesen Befund nur durch ein Beispiel belegen:

Versuch am 7. VI. 1913. 6h p. m. Diffuses Licht.

Aus einem Blatte wird ein Streifen 3 : 8 mm senkrecht zur Blattachse herausgeschnitten und unmittelbar im frischen Zustand ohne Wasserzusatz mikroskopiert.

In einem Gesichtsfeld liegen 20, sicher geschlossene Stomata.

Nach	3	Min.	6	Stomata	entschieden	offen.
„	5	„	11	„	„	„
„	7	„	15	„	„	„
„	10	„	16	„	„	„

Nach mehrfacher Bestätigung dieses Befundes wurden die Versuche in folgender Weise modifiziert. Ein im normalen Verbande befindliches Blatt wird in inverser Lage auf dem Objekttisch fixiert. Sämtliche Stomata zeigen sich infolge vielstündigen Aufenthaltes der Pflanze im Dunkelschrank geschlossen. Nun wird mit einem Skalpell in unmittelbarer Nähe aber doch außerhalb des Gesichtsfeldes ein bis gegen die Blattmitte reichender Einschnitt angebracht. Wenige Sekunden darauf läßt sich zunächst in dem der Wunde zugekehrten Teil des Gesichtsfeldes eine schwache Öffnung einzelner Stomata erkennen, die schließlich fast alle Stomata bis auf eine Entfernung von ca. 15 mm von der Wunde ergreift; inzwischen haben sich die Stomata in der Wundnähe klaffend weit geöffnet.

Diese Öffnungsbewegung, von deren prompten Eintritt ich mich wiederholt überzeugte, schreitet sowohl akropetal als basipetal von der Wunde fort, wobei allerdings einzelne Stomata übersprungen werden. Auch scheint die Fortpflanzung des Öffnungsimpulses in den einzelnen Interkostalräumen mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich zu gehen. In transversaler Richtung breitet sich die Bewegung hingegen nur in sehr beschränktem Maße aus und greift kaum auf den benachbarten Interkostalraum über.

Noch wirksamer als das Einschneiden erwies sich das Einstechen einer erhitzten Nadel in die Blattfläche. wobei sich einmal ein Fortschreiten der Öffnungsbewegung auf eine Entfernung von 20 mm von der Wundstelle mit Sicherheit nachweisen ließ. Selbst in einzelnen Fällen, in denen durch das Einschneiden des Blattes kein nennenswerter Effekt erzielt werden konnte, löste das Verbrennen sofort die erwartete Öffnungsbewegung aus.

Ich habe bisher vergebens nach Blättern gesucht, welche dieselbe Erscheinung zeigen. Da dieser Fall mit den geplanten Untersuchungen in keinem näheren Zusammenhange steht, habe ich ihn einstweilen

nicht näher verfolgt und will mich daher auch jeder weiteren Diskussion enthalten[1]).

2. Einfluß des Blattalters auf die Stomatärbewegung.

Während über das Transpirationsverhältnis junger und alter Blätter eine umfangreiche Literatur vorliegt, sind die Angaben über das gleichzeitige Verhalten der Stomata äußerst dürftig. Die Bestimmung der Transpirationsgröße durch Höhnel, Aubert, N. J. C. Müller u. a. (Literatur und eigene Beobachtungen bei Burgerstein, l. c. pag. 58) ergab im allgemeinen zwei Maxima der Transpiration: ein stärkeres im jüngsten Stadium des Blattes, welches ausschließlich auf Rechnung der kutikulären Transpiration zu setzen ist (v. Höhnel) und ein zweites schwächeres Maximum im vollständig entwickelten Blatte, zu einer Zeit, in welcher die Cuticula bereits ihre volle Mächtigkeit erreicht hat und die stomatäre Transpiration überwiegt. Seeliger (nach Ref. im Botan. Zentralbl. 1912, Bd. CXX, pag. 596) gelangte neuestens zu einem wesentlich gleichen Ergebnisse: ein Transpirationsmaximum, ehe das Blatt noch die Hälfte seiner definitiven Größe erreicht, hierauf ein Minimum, bis das Blatt annähernd ausgewachsen ist, worauf ein allmähliches neuerliches Ansteigen folgt, das zu einem zweiten, niedrigeren Maximum führt.

Stahl beobachtete mit Hilfe der Kobaltmethode schon in jüngsten Entwicklungsstadien hypostomatischer Blätter (spez. bei Liriodendron) eine Förderung der Transpiration auf der Blattunterseite. Die Beobachtung wird dahin interpretiert, daß die Wasserdampfabgabe mit Einsetzen der Transpiration auch schon „hauptsächlich" durch die „allerdings noch nicht fertig ausgebildeten Spaltöffnungen vor sich geht". Demzufolge wäre schon in diesem Zustande ein Funktionieren der Stomata anzunehmen. Das Transpirationsmaximum jüngster Blätter wäre somit auch durch stomatäre Verdunstung mitbedingt. Die beobachtete Tatsache könnte sich jedoch auch einfach in der Weise erklären — ich stimme in dieser Auffassung mit Schellenberg (l. c. pag. 183) überein — daß die Mächtigkeit der Cuticula schon in jungen Entwicklungsstadien beiderseits ungleich ist, worauf die schnellere Verfärbung des Kobaltpapiers auf der Blattunterseite beruht.

---

1) Ich möchte in diesem Zusammenhange auf die Beobachtung von Krutitzky hinweisen, welcher eine Steigerung der Transpiration an abgeschnittenen Blättern beobachtete. Aus dem mir vorliegenden dürftigen Referate ist jedoch nicht zu entnehmen, ob sie auf einer Zunahme der Spaltweite infolge der Verletzung beruht, was wohl nicht sehr wahrscheinlich ist.

Zu orientierenden Versuchen über das Verhalten der Stomata in diesem Falle bewährte sich die Infiltrationsmethode vorzüglich.

Es seien hier nur einige wenige Beobachtungen wiedergegeben.

(Siehe Tabelle pag. 108.)

Ich begnüge mich mit diesen wenigen Beispielen, da die wiederholten Versuche mit denselben Pflanzen im wesentlichen zu dem gleichen Ergebnisse führten. Ähnliche Resultate erhielt ich ferner mit Vaccinium Vitis idaea, Melampyrum (vgl. pag. 116), Crepis sp., Trifolium repens, Knautia (vgl. die auf pag. 118 wiedergegebene Versuchsreihe), Solanum tuberosum und Homogyne alpina (vgl. pag. 118) u. a.

Wir ersehen daraus, daß im Allgemeinen unter sonst gleichen Verhältnissen die Spaltweite der Stomata sich in bestimmter regelmäßiger Weise mit dem Blattalter verändert. Sehen wir von dem ältesten, mit 1 bezeichneten Blatte, das bei einzelnen Pflanzen schon dem Absterben nahe war und daher eine geringere Spaltweite aufwies, ab, so bemerken wir, soweit die Infiltrationsmethode Abstufungen überhaupt erkennen läßt, eine allmähliche Abnahme der Öffnungsweite an den Blättern in akropetaler Folge. Die jüngsten, eben ausgewachsenen oder noch in Entwicklung befindlichen Blätter, deren Stomata jedoch schon ausgebildet und funktionsfähig sind, lassen überhaupt nur unter günstigsten Bedingungen eine Öffnung ihrer Stomata erkennen; in der Regel beteiligen sie sich überhaupt noch nicht an dem Regulationsvorgange. Die Blätter sind wohl noch zu empfindlich, um sich unter den gewöhnlichen Bedingungen eine stomatäre Transpiration leisten zu können; sie sind zumeist auf die kutikuläre Transpiration allein angewiesen. Nur nach langdauerndem Regen und dabei nicht zu düsterem Wetter konnte ich gelegentlich auch an jugendlichen Blättern eine stärkere Infiltration mit Alkohol erzielen.

Naturgemäß erfolgt die Abnahme der Infiltrationsmöglichkeit mit dem Blattalter nicht immer so regelmäßig und augenscheinlich, wie in den aufgeführten Beispielen, was bei Untersuchungen am natürlichen Standorte, bei dem Ineinandergreifen vieler variabler, oft unkontrollierbarer Faktoren selbstverständlich ist. Gelegentlich finden sich unter gleichalten Blättern verschiedener Individuen einzelne unerklärliche Differenzen. Von der geringen oder noch völlig mangelnden Regulationstätigkeit der Stomata jugendlicher Blätter wird man sich jedoch stets leicht überzeugen können. Diese Beobachtungen stehen überdies in gutem Einklang mit den Transpirationsbefunden und sprechen ent-

Datum und Stunde	rel. F. und Temp.	Beleuchtung und Standort	Blattnummer 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gentiana, Kochiana Perr. et Song.			(Prot. 10a)									
14. VII. 6h 30 p. m.	58 %; 19°	S_0B_{10}[1]; Waldrand	A_3!	A_3!	A_1	A_0						
			—	A_2	A_0	A_0						
			A_1	A_2	A_0							
18. VII. — 12h	„	S_3B_4; „	A_{1-2}	A_3!	A_3!	A_1						
			A_3!	A_3!	A_2	A_2						
Plantago media L.			(Prot. 14b)									
20. VII. 4h 30 p. m.	62 %; 18,5°	S_0B_7; freie Wiese	A_3	A_3	A_3	A_2	A_2	A_2	A_1			
		Bl.-Mitte:	A_2	A_3	A_3	A_3	A_2	A_2	A_2	A_1	A_1	A_{0-1}
		Bl.-Basis:	A_1	A_2	A_1	A_3						
Trifolium pratense L.			(Prot. 11)									
15. VII. 12h 14 p. m.	58 %; 19°	S_0B_{10}; Wiese	A_3	A_3	A_3	A_0						
„	„	„ Waldschatten	A_0B_1	A_1B_{2-3}	A_0B_{1-2}							
4h 15	50 %; 20,3°	S_3B_2; Wald	A_0B_0	A_0B_1	A_{1-2}	A_{1-2}	A_0B_1	A_0B_0				
5h 45	56 %; 19,6°	S_0B_{10}; Wiese	—	A_3	A_1	A_0B_3						
5. VIII. — 12h	55 %; 20,5°	B_2S_3; Wiese	A_3	A_3	A_3	A_3	A_3	A_2	A_0			

1) Bezeichnungsweise der Intensität des Sonnenscheins (S) und der Himmelsbedeckung (B) im Anschluß an Wiesner (II).

schieden dafür, daß das erste Transpirationsmaximum bei jüngsten Blättern ausschließlich oder doch vorwiegend auf Rechnung der kutikulären Verdunstung zu setzen ist.

Auch an ein und demselben Blatt verhalten sich die Stomata oft auffallend verschieden. Sehr häufig konnte ich (z. B. bei Melampyrum, Crepis, Carlina acaulis, Gentiana, Plantago lanceolata) eine Abnahme der Infiltration von der Spitze gegen die Basis hin beobachten. Oft läßt sich an der Spitze noch eine geringe Infiltration erzielen, während die Basis völlig geschlossene Spaltöffnungen aufweist. Desgleichen beobachtet man oft bei eintretendem Welken nicht zu alter Blätter den Verschluß der Stomata zunächst an der Blattbasis eintreten, also wieder an den relativ jüngsten Teilen des Blattes.

Die mikroskopische Untersuchung läßt noch weitere Differenzen in der Beweglichkeit der Stomata innerhalb enger Blattbezirke erkennen. Ich habe mich insbesondere bei Impatiens parviflora, aber auch bei anderen krautigen Pflanzen oft davon überzeugen können, daß merkwürdigerweise die den Blattnerven nächstliegenden Stomata den über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen in Schnelligkeit und Größe der Reaktion weit nachstehen. Sie öffnen sich später und schließen sich bedeutend früher als diese und sind daher nur selten in einem stärkeren Öffnungszustande anzutreffen, was vielleicht auf die geringere Ausbildung des Interzellularensystems an solchen Stellen zurückzuführen ist.

Aus diesen Beobachtungen und Vorversuchen erhellt, daß der Vergleich des Öffnungszustandes der Stomata unter verschiedenen Bedingungen nur mit größter Vorsicht durchführbar ist. Zu Parallelversuchen, die der mikroskopischen Kontrolle unterworfen werden sollten, wurden daher stets Fragmente eines und desselben Blattes verwendet, welche den gleichen Blattregionen entnommen worden waren.

Nach diesen Vorbemerkungen gehe ich nun zur Darstellung der eigentlichen Versuche über.

I. Einfluß des Welkens auf den Öffnungszustand der Stomata.

Während sich bekanntlich die Stomata der meisten Pflanzen beim Welken prompt schließen, soll es eine Reihe von Fällen geben, in denen der Pflanze ein derartiges Regulationsvermögen der Transpiration abgeht. Eine Liste solcher Ausnahmefälle wurde bereits von Stahl (l. c. pag. 121) und Darwin (I, pag. 543) gebracht und neuestens durch Molisch (l. c. pag. 119) ergänzt. Besonders auffällig muß es erscheinen, daß wie namentlich letztgenannter Autor hervorhebt, die Stomata dieser Pflanzen

gleichwohl auf Beleuchtungsdifferenzen normal reagieren und daß auch bei beginnendem Welken eine vorübergehende Verengerung auftritt. Nach Stahl sind es namentlich auf feuchtem Boden lebende Pflanzen, denen die Fähigkeit, die Transpiration zu regulieren, abgeht, was im wesentlichen auch von Darwin bestätigt wurde. Ein etwaiger Verlust der Regulationsbefähigung wäre in diesen Fällen biologisch verständlich. Dieselbe Erscheinung beobachtet man aber auch an einer Reihe von anderen Pflanzen, die sich keineswegs eines ständigen Überflusses an Bodenfeuchtigkeit zu erfreuen haben, wie Sonchus oleraceus, Papaver somniferum, Plantago lanceolata, Leontodon hastilis u. a. (nach Molisch, l. c. pag. 120). Diese befremdliche Erscheinung veranlaßte mich, den Einfluß des Welkens auf die Stomatärbewegung von neuem zu untersuchen. Ich möchte gleich von vorne herein bemerken, daß ich zu einem völlig entgegengesetzten Resultate gelangte. Eine gelegentliche Beobachtung machte mir die Differenz in den Angaben der verschiedenen Autoren verständlich.

An einem hellen Sommertage wurden abgeschnittene Blätter von Trifolium pratense mit weit geöffneten Spalten teils nach dem Vorgange von Molisch auf einen besonnten Tisch, teils im hellen Schatten zum Welken aufgelegt. Im ersten Falle stellte sich ein rapider Wasserverlust ein; die Blätter welkten und trockneten schließlich, ohne daß die Infiltrierbarkeit sich vermindert hätte. Die der direkten Sonnenwirkung entzogenen hingegen ließen bereits nach kurzer Exposition einen Verschluß der Stomata erkennen, der das weitere Welken wirksam verzögerte. Offenbar war im ersten Falle der Wasserverlust allzu schnell vor sich gegangen; es war bereits eine irreparable Schädigung des Blattes eingetreten, ehe die Schließbewegung der Stomata eingeleitet wurde.

Ich suchte auf Grund dieser Wahrnehmung das Welken der Blätter, welche zu den nachstehenden Versuchen dienten, zu verzögern in der Erwägung, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Gefahr eines Wassermangels sich nur langsam und allmählich mit zunehmender Austrocknung des Bodens geltend macht. Besonderes Gewicht wurde darauf gelegt, daß das Welken bei derselben oder bei einer eventuell noch höheren Lichtintensität als sie am Standorte herrschte, eingeleitet wurde, so daß nicht etwa die Lichtabnahme für eine eventuelle Schließbewegung verantwortlich gemacht werden konnte. Ich wählte daher zu meinen Versuchen in der Regel Blätter aus diffusem Lichte oder Sonnenblätter, die aber dann nicht völlig vom Verband mit der Mutterpflanze gelöst, sondern nur abgeknickt wurden.

In der folgenden Tabelle sind eine Anzahl von Beobachtungen zusammengestellt, die meist solche Pflanzen betreffen, deren Stomata

sich nach Angabe verschiedener Autoren beim Welken nicht schließen. Der Öffnungszustand wurde teils mit Hilfe der Infiltrationsmethode, teils durch direkte mikroskopische Untersuchung ermittelt.

Zur Bestimmung der Beleuchtungsintensität am Standorte bediente ich mich der bekannten Methode Wiesner's (II), wobei ich mich in der Regel des von Vouk konstruierten, äußerst handlichen Insolators bediente, der sich ausgezeichnet bewährte.

Datum	Name	Beleuchtung t^{sec} [1])	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungsdauer in Min.	Infiltrationsbefund	Mikroskopischer Befund
28. VI.	Tropaeolum maius	18	weit offen	40		geschlossen
29. VI.	Alisma plantago	13	„	37		zumeist geschlossen
				70		mit vereinzelten Ausnahmen an der Bl.-Basis geschlossen
29. VI.	Caltha palustris	13	„	37		geschlossen oder stark verengt
				70		geschlossen
29. VI.	Villarsia ovata	13	„	17		weit offen
				37		schwach verengt
				70		völlig geschlossen oder stark verengt
29. VI.	Polygonum bistortum	13	„	17		mit vereinzelten Ausnahmen geschlossen
				70		geschlossen
29. VI.	Menyanthes trifoliata	13	„	17		stark verengt oder geschlossen
				70		geschlossen
1. VII.	Sonchus oleraceus	19	A_s	30	A_s	weit offen
				50		am Blattrand geschlossen; in der Mitte verengert
				80	A_a	durchaus geschlossen

1) Da es sich stets nur um relative Intensitätswerte handelt, gebe ich hier und in der Folge stets nur die Zeit (in Sekunden) an, welche zur Erreichung eines bestimmten Skalentones (5 : 4) Ton erforderlich war. Unter Berücksichtigung der Intensitätsrelation = Normalpapier : Bunsen-Eder-Papier wie 1 : 0,83 läßt sich jederzeit die absolute Lichtintensität in Bunsen-Einheiten nach dem Vorgange von Wiesner (II) ermitteln. $i = \frac{5:4}{t} \cdot 0{,}83$. [Eine kurze Darstellung der Wiesner'schen Methode der Lichtbestimmung findet sich bei Vouk, II.] Der zunehmenden Expositionsdauer entsprechen somit abnehmende Lichtintensitäten.

Datum	Name	Beleuchtung $t^{sec^{-1}}$)	Ursprünglicher Öffnungszustand	Welkungsdauer in Min.	Infiltrationsbefund	Mikroskopischer Befund
1. VII.	Mentha piperita	19	A_{2-3}	30	A_0	
2. VII.	Phaseolus multifl.	29	A_1	55	A_0	
		5	A_3	55	$A_0 - A_{0-1}$	
2. VII.	Gratiola officin.	7	A_3	55	A_0	
2. VII.	Papaver somniferum	17	A_3	10		ganz oder fast geschlossen
				30		geschlossen
5. VII.	Impatiens noli tangere	5—7	A_{2-1}	25	A_0	
5. VII.	Veronica beccabunga	5—7	A_2	15		mit wenigen Ausnahmen geschlossen
				35	A_0	geschlossen
5. VII.	Lythrum salicaria	5—7	A_3	60	A_0	geschlossen
5. VII.	Leonurus sp.	5—7	A_3	60	A_0	
6. VII.	Hypericum perforatum	14?	A_2	28	A_0	
6. VII.	Hydrangea hortensis[2])	4,4	A_2	40	A_0	
6. VII.	Plantago lanceolata	5,4	A_3	60	A_0	

Wie man sieht, sind alle daraufhin untersuchten Pflanzen zu einer Regulation der Spaltweite bei eintretendem Wassermangel geeignet, vorausgesetzt, daß der Wasserverlust nicht unnatürlich schnell vor sich geht. Nur Plantago lanceolata schien zunächst eine Ausnahme zu machen; selbst beim Welken im Schatten vermochten sich die Stomata nicht zu schließen. Ich ging nun so vor, daß ich den größeren Teil der Wurzeln bloßlegte. Jetzt ging das Welken selbst bei besonnten Pflanzen hinreichend langsam vor sich, um den Spaltverschluß zu ermöglichen. Nach meinen Erfahrungen, die sich übrigens noch auf zahlreiche andere, in die Tabelle nicht aufgenommene Pflanzen stützen, sind somit wenigstens die krautigen Pflanzen ohne Ausnahme zu einer Regulation der Transpiration durch Änderung der Spaltweite

1) S. Anm. 1 pag. 111.
2) Blatt im Verband mit der besonnten Pflanze; Blattstiel abgeknickt.

befähigt. Ich sehe nur ausdrücklich von den Pflanzen mit Schwimmblättern und ebenso von den Holzgewächsen[1]) ab, welche ich nicht in den Bereich meiner Untersuchungen gezogen habe. Ein Unterschied liegt nur in der Geschwindigkeit der Schließbewegung, die bei manchen Pflanzen so gering ist, daß ein abnorm schnell vor sich gehender Wasserverlust nicht rechtzeitig paralysiert werden kann.

Die von Darwin angegebene vorübergehende Erweiterung des Spaltes bei beginnendem Welken konnte ich trotz wiederholter kontinuierlicher Beobachtung der Stomata unter dem Mikroskope ebensowenig konstatieren wie Lloyd. Allerdings kann die von diesem Autor gegebene Deutung der Transpirationssteigerung nach Renner (l. c. pag. 524) nicht mehr aufrecht erhalten werden, um so weniger als Darwin dieselbe Erscheinung nunmehr auch mit Hilfe der Porometermethode bestätigen konnte, welche von der Transpiration unabhängig ist. Ob die Porometerprobe auch in diesem Falle zuverlässiger ist, als die unmittelbare Untersuchung, wage ich nicht zu entscheiden[2]).

II. Orientierende Untersuchungen über die Beziehung zwischen Spaltweite und Lichtintensität.

Trotz der längst erkannten Bedeutung des Lichtes für die Öffnungsbewegung der Stomata, fehlt es noch fast durchaus an Untersuchungen über deren Abhängigkeit von der Lichtintensität. Manche Angaben besonders die neueren Porometeruntersuchungen von Darwin und Pertz und von C. Stein, lassen zwar auf eine kaum erwartete Empfindlichkeit des Schließzellenmechanismus für Intensitätsschwankungen schließen, doch lag es den Verfassern ferne, die uns hier interessierende Frage quantitativ zu verfolgen. Auch die nachfolgenden Versuche beanspruchen nur den Wert von Vorversuchen; es sollte zunächst nur ermittelt werden, inwieweit am natürlichen Standorte eine Regulation der Spaltweite in Abhängigkeit von der herrschenden Lichtintensität vorhanden ist und

---

1) Nach Stahl und Molisch bleiben die Stomata zahlreicher Weidenarten beim Welken offen, während sie sich nach Darwin schließen.

2) Der von Molisch beobachtete Fall bei Tropaeolum (l. c. pag. 121) liegt durchaus anders; hier konnte vielmehr mit Hilfe der Infiltrationsmethode der Eintritt einer vorübergehenden Schließbewegung konstatiert werden. Die nachträgliche erst nach Stunden eintretende Wiederöffnung, die bis zur Vertrocknung des Blattes anhält, ist offenbar eine Wirkung bereits weitgehender Schädigung des Blattes, wobei man wohl zunächst an einen verminderten Gegendruck der absterbenden Epidermiszellen denken kann, der bekanntlich zu einer Öffnung der Stomata führen muß.

von welcher ungefähren Größenordnung die noch wirksamen Lichtdifferenzen sind. Eine tiefer eindringende Analyse wird — worauf ich noch im Verlaufe dieser Ausführungen zurückkommen werde — die Methoden der Reizphysiologie auf das Problem der Spaltöffnungsbewegungen sinngemäß zu übertragen haben, was ich einer folgenden Untersuchung vorbehalte.

Ich schicke zunächst eine Anzahl Beobachtungen voraus, bei welchen zur Ermittlung des Spaltzustandes die Infiltrationsmethode Verwendung fand. Sie wurden im Sommer 1912 in einer Seehöhe von etwa 900 m am Fuße der Seethaler-Alpen (Steiermark) durchgeführt. Für jede Infiltrationsprobe wurden stets mehrere Blätter möglichst gleichen Alters von Pflanzen derselben Lokalität verwendet. In den nachfolgenden Tabellen ist die Zahl der jeweilig untersuchten Blätter dem Infiltrationsbefund vorangestellt; der Ausdruck „6 ($A_{2\ 3}$)" soll somit besagen, daß sechs geprüfte Blätter eine ziemlich starke Infiltration mit Alkohol aufwiesen (vgl. pag. 101). Um Selbsttäuschungen tunlichst zu vermeiden, wurden die Beobachtungen an einer Pflanze nicht in bestimmter Reihenfolge etwa nach abnehmender Helligkeit am Standorte vorgenommen; die Beobachtungen wurden vielmehr absichtlich in der Regel auf mehrere Tage verteilt und unter ziemlich wechselnden Bedingungen durchgeführt; es wurde nur vermieden, Pflanzen von besonders feuchten oder trockenen Standorten zum Vergleiche heranzuziehen[1]).

(Siehe Tabelle pag. 115.)

Ein Blick auf die Tabellen zeigt einen unverkennbaren, weitgehenden Parallelismus zwischen Lichtstärke und Infiltrationsmöglichkeit des Blattes: sie nimmt mit steigernder Lichtintensität dauernd oder wie bei Vacc. Myrt. bis zu einem Optimum zu, um bei weiterer Zunahme der Beleuchtungsstärke wieder abzusinken. Ich betone nachdrücklich, daß von einem auch nur geringfügigen „Welken" in keinem Fall die Rede war, daß somit in Übereinstimmung mit Leitgeb und im Gegensatz zu Schwendener und Schellenberg im turgeszenten Zustande des Blattes bei voller Beleuchtung eine Verengerung der Zentralspalte in gewissen Fällen — in erster Linie wohl bei Schattenpflanzen — beobachtet werden kann. Es ergibt sich somit für diesen Fall — wir werden später noch andere Beispiele kennen lernen — ein Optimum der Lichtintensität für die Öffnungsbewegung der Stomata. Es ist

1) Die meisten Beobachtungen wurden zwischen 10^h 30 a. m. und 2^h p. m. durchgeführt, zu einer Zeit also, wo erfahrungsgemäß die Stomata ihre unter den obwaltenden Verhältnissen maximale Öffnungswerte aufweisen.

Vaccinium Myrtillus L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec[1])	Infiltrationsbefund	Anm.
2 b α	1. VIII.; 10h 45	68	20	28	8 (A_2)	
a α	15. VII.; 1h 45	59	20	30	A_0; B_1	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
f γ	20. VIII.; 11h 30	?	?	37	12 (A_{3-2})	
b β	1. VIII.; 10h 45	68	20	70	7 (A_3) 8 (A_3) 7 (A_{3-2})	Drei verschiedene Individuen an derselben Lokalität
a β	15. VII.; 1h 45	68	20	85	A_2 od. A_{3-2}	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
c α	3. VIII.; 11h 30	47	20	95	14 (A_3)!	
b γ	1. VIII.; 10h 45	58	20	96	14 (A_3)!	
a γ	15. VII.; 1h 45	59	20	165	A_2!	Sämtl. ausgewachsene Bl. eines Exemplars
b ε	1. VIII.; 10h 45	58	20	300	12 (A_{2-3})	
b δ	1. VIII.; 10h 45	58	20	300	14 (A_2)	
c γ	17. VIII.; 11h	68	13,6	540	12 (A_{2-3})	
c β	3. VIII.; 11h 30	47	20	600	17 (A_2)	
e β	17. VIII.; 11h	68	13,6	600	10 (A_2)	
c γ	3. VIII.; 11h 30	47	20	840	12 (A_1)	
f β	20. VIII.; 11h 30	?	?	960	12 (A_{0-1})	
f α	20. VIII.; 11h 30	?	?	1140	12 (A_0)	
c δ	3. VIII.; 11h 30	47	20	1200	8 (A_1) 10 (A_0)	Zwei verschiedene Individuen
d	3. VIII.; 5h 30	46	19	1380	14 (A_0); B_{0-1}	

1) Vgl. Anm. 1 auf pag. 111.

Vaccinium vitis idaea L.[1]).

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund vorjährige Bl.	Infiltrationsbefund diesjährige Bl.
6 b α	1. VIII.; 10h 45	58	20	28	4 (A_3—$_2$) 5 (A_2) 6 (A_3)	12 (A_1) 12 (A_1) 16 (A_1)
c α	3 VIII.; 11h 30	47	14,4	95	7 (A_2—$_3$)	6 (A_1) untere Bl. 2 (A_2) mittlere „ 15 (A_0) obere „
b γ	1. VIII.; 10h 45	58	20	96	6 (A_2—$_3$) 6 (A_2)	12 (A_0) 15 (A_0)
b ε	1. VIII.; 10h 45	58	20	300	8 (A_1)	8 (A_0)
b δ	1. VIII.; 10h 45	58	20	300	8 (A_0) 8 (A_0)	8 (A_0) 12 (A_0)
e β	17. VIII.; 11h	68	13,6	600	4 (A_1) : 2 (A_0) 5 (A_1)	10 (A_0) 8 (A_0)
e α	17. VIII.; 11h	68	13,6	780	6 (A_0—$_1$)	8 (A_0)
c γ	3. VIII.; 11h 30	47	20	840	7 (A_0)	12 (A_0)
d	3. VIII.; 5h 30	46	19	1380	9 (A_0; B_0)	12 (A_0; B_0)

Melampyrum silvaticum L.

Prot.	Datum und Stunde	rel. Feuchtigkeit %	Temp. °C	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
3 g α	3 VIII.; 11h 30		20	95	A_3 (sämtliche Bl.)
i α	22. VIII.; 10h		12	420	24 (A_3)
i β	22. VIII.; 10h		12	480	6 (A_2—$_3$)
g β	3. VIII.; 11h 30		20	600	7 (A_2)
i γ	22. VIII.; 10h		12	600	6 (A_2) mittlere Bl. 3 (A_1) oberste „
h	3. VIII.; 5h 30		19	1380	6 (A_0)

1) Zwei Beobachtungen fielen aus unbekannten Gründen ganz aus der Reihe heraus; sie wurden in dieser Tabelle nicht aufgenommen. Es ergab sich nämlich

entsprechend der Beleuchtung t = 70sec für { vorjährige Bl.: (14) A_1 ; diesjährige „ (22) A_0

„ „ „ t = 540sec „ { vorjährige „ (7) A_2 ; diesjährige „ (15) A_0

begreiflich, daß ein solches Optimum für die an schwache Intensität angepaßten Pflanzen eher zu erwarten ist als bei typischen Sonnenpflanzen; dementsprechend finden wir auch bei der durch höheren Lichtgenuß charakterisierten V. vitis idaea eine maximale Infiltration bei höheren Lichtstärken. In der Nähe des Lichtgenuß-Minimums ist eine Infiltration mit Alkohol überhaupt nicht mehr möglich, womit aber natürlich nicht gesagt sein soll, daß hier die Stomata dauernd und vollständig geschlossen wären; jedenfalls ist aber die Spaltweite relativ eine sehr geringe, vorausgesetzt, daß nicht andere Faktoren als das Licht gelegentlich eine Erweiterung des Spaltes veranlassen.

Die Untersuchungen an Vaccinium vitis idaea lassen ferner die interessante Tatsache erkennen, daß die Blätter der diesjährigen Triebe, obgleich sie zumeist schon ihre definitive Größe erreicht hatten, ihre Stomata nur unter den günstigsten Bedingungen öffneten, so daß die Regulation der Spaltweite hauptsächlich den vorjährigen Blättern zufällt [1]).

Da schon diese Versuche, welche an verschiedenen Tagen, also unter recht verschiedenen Bedingungen durchgeführt wurden, eine unverkennbare Abhängigkeit der Infiltration von der Beleuchtungsstärke erkennen ließen, war zu erwarten, daß diese Beziehung noch deutlicher hervortreten wird, wenn die Beobachtungen an demselben Tage innerhalb einer kürzeren Frist durchgeführt würden, wodurch eine größere Konstanz der in Betracht kommenden Faktoren gewährleistet wäre. Die Erwartungen wurden auch nicht getäuscht, wie aus nachstehenden Beispielen erhellt.

(Siehe Tabelle pag. 118.)

Auch in diesen Fällen tritt die Beziehung zwischen Beleuchtungsstärke und Spaltweite (genauer gesagt „Infiltrationsgröße") deutlich zutage; Knautia, eine den Waldesschatten bevorzugende Pflanze, zeigt in Übereinstimmung mit den früheren Ausführungen eine Abnahme der Infiltration bei allzu hoher Lichtintensität. Das Lichtoptimum für die Öffnung der Stomata liegt somit bei den einzelnen Pflanzen verschieden hoch.

Die Befunde an Knautia und Homogyne gewähren überdies einen gewissen Einblick in den Regulationsvorgang. Die einzelnen Blätter derselben Pflanze verhalten sich unter denselben Umständen verschieden.

1) Gerade das entgegengesetzte Verhalten zeigen nach den Beobachtungen Neger's die Koniferen, bei welchen die Stomata einjähriger Nadeln die größere Beweglichkeit besitzen.

Knautia dipsacifolia (Host.) Gren et Godr. (Wurzelblätter). Serie 19.

Prot.	Datum	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
19c α	25. VII., p. m.	46 %: 21.5°	64	alte Bl. A_0 mittlere „ A_0 junge „ A_0
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	117	alte „ A_1 mittlere „ A_{1-2} junge „ A_0
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	145	alte „ A_1 mittlere „ A_1, $A_{1\ 2}$ junge „ A_0
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	alte „ A_1 (B_{2-3}) mittlere „ A_1 (B_1) junge „ A_0 (B_0)
ε	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	alte „ A_1 mittlere „ A_{1-2} junge „ A_{0-1}
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	alte „ A_0 (B_0) mittlere „ A_0 (B_1) junge „ A_0 (B_1)

Carlina acaulis L. Serie 23.

23b α	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	55	A_2 (alle ausgewachsenen Bl.)
β	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	84	A_2 „ „ „
γ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	350	A_1 „ „ „
δ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	480	A_1 „ „ „
ε	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1020	A_{0-1} „ „ „
ζ	25. VII., p. m.	46 %; 21.5°	1500	A_0 „ „ „

Homogyne alpina (L.) Cass.[1]). Serie 24.

Prot.	Datum	Stunde	rel. Feuchtigkeit und Temp.	Beleuchtung t sec	Infiltrationsbefund
24a α	Anf. Juli	1 h 45	59 %; 20°	30	Bl. 1 A_1 „ 2 $A_{2(-1)}$ „ 3 A_3 „ 4 (jüngstes Bl.) A_1
β	„ „	1 h 45	59 %; 20°	85	„ 1 A_2 „ 2 A_2 „ 3 A_2 „ 4 A_2 „ 5 A_0 „ 6 A_0
γ	„ „	1 h 45	59 %; 20°	165	„ 1 A_0 „ 2 A_2 „ 3 A_1 „ 4 A_0 „ 5 A_0
δ	„ „	1 h 45	59 %; 20°	387	sämtliche Bl. A_0

1) Zur Untersuchung gelangten jedesmal sämtliche Blätter eines Individuums. Mit 1 ist stets das älteste Blatt bezeichnet.

Immer sind es, normale Bedingungen vorausgesetzt, die Blätter mittleren Alters, welche auf Beleuchtung am stärksten reagieren, d. h. eine gegenüber älteren und jüngeren Blättern geförderte Infiltration erkennen lassen.

Da mir eine Kontrolle der mit Hilfe der Infiltrationsmethode gewonnenen Ergebnisse wünschenswert schien, habe ich wenigstens in einem Falle, nämlich bei Impatiens parviflora den Spaltzustand in Abhängigkeit von der Lichtintensität mikroskopisch untersucht. Die genannte Pflanze, welche in den hiesigen Gärten überall verwildert, stand mir stets frisch und reichlich zur Verfügung. Während ich die von verschieden hellen Lokalitäten stammenden Pflanzen mikroskopisch untersuchte, die mir nach dem Ausnehmen aus dem Boden sogleich in Wasser eingestellt überbracht wurden, was nur wenige Minuten in Anspruch nahm, ermittelte mein Assistent, Herr Dr. Fr. Weber, die Lichtintensitäten der betreffenden Standorte, von denen ich erst nach Ablauf der Versuchsserie Kenntnis nahm.

Die Spaltweite wurde immer an einer größeren Zahl von Spaltöffnungen aus der breitesten Region des Blattes ermittelt. Ich gebe nicht nur den Mittelwert, sondern auch die Einzelmessungen (in Teilstrichen des Okularmikrometers) wieder, da sie zeigen, innerhalb welcher Grenzen die Spaltweiten ein und desselben Blattes schwanken. Die in den Tabellen gebrauchte Bezeichnung $(m)_n$ bedeutet, daß bei n-Spaltöffnungen hintereinander dieselbe Spaltweite von m-Teilstrichen ermittelt wurde.

(Siehe Tabelle pag. 120.)

III. Verhalten der Stomata bei Lichtentzug.

Schon Leitgeb machte die Beobachtung, daß sich die Stomata gewisser Pflanzen in der Nacht nicht zu schließen vermögen, was von Schwendener u. Schellenberg jedoch auf Beobachtungsfehler zurückgeführt wurde. Nach beiden Forschern bewirkt vielmehr die nächtliche ebenso wie die künstliche Verdunklung ausnahmslos einen Verschluß der Stomata. Eine wiederholte, mit verschiedenen Methoden durchgeführte Untersuchung von seiten einer ganzen Reihe von Autoren, wie Stahl, Darwin, Molisch und zuletzt Stein, hat jedoch zu einer Rehabilitierung Leitgeb's geführt. Stimmen die Angaben bezüglich der von verschiedenen Seiten als Ausnahmen namhaft gemachten Pflanzen zwar nicht immer überein, so steht es doch fest, daß manche Pflanzen wenigstens bei einer bestimmten, meistens nicht näher bekannten Bedingungskonstellation, ihre Stomata in der Nacht nicht schließen.

Impatiens parviflora. I.

Versuch am 30. V. 1913; t = 22°; rel. Feuchtigkeit 47 %. Wolkenloser Himmel. Untersuchung an Blättern des ersten Nodus. Beginn 10h 30 a. m.

Beleuchtung t sec[1]	Zahl der Stomata: offen	Zahl der Stomata: geschlossen	Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
7[2]	15	15	50	ca 0·8	ca. 0·8
7[3]	25	0	100	1·8, 1·2, 1, 0·8, 1·2, $(1)_2$, 0·8, 1·5, 1·4, 0·6, 1·4	1·14
45	25	0	100	$(2)_2$, 1·8, 2, 1·8, 2·2, 2, 2·4, 2·2, 2·8, 2, 1·8	2·08
135	14	25	35,9	1, 0·4, 0·2, 0·8, $(0·2)_2$, 0·6, $(0·4)_2$	0·46
204	5	34	12,8	ca. 0·2	ca. 0·2

Impatiens parviflora. II.

Versuch am 21. VI. 1913; t = 17°; trübes, feuchtes Wetter. Vor und nach dem Versuch anhaltender Regen. Blätter des ersten Nodus abgelöst; Untersuchung an Blättern des zweiten und dritten Knotens.

Beleuchtung t sec	Nr. des Knotens	Zahl der Stomata: offen	Zahl der Stomata: geschlossen	Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
26	II.	25	0	100	$(1·8)_2$, 1·4, $(1·2)_2$,2, 1·8, 2, 2·2, $(1·4)_2$,2	1·68
	III.	25	0	100	1·6, 2, 1·8, $(2·2)_2$, 2, 2·8, $(2·4)_2$, 1·6, 2·8, 1·6, 2·4, 2·8, 3	2·24
85	II.	25	0	100	1·8, 1·6, 1, 2, 2·6, 1·8, 1, 1·2, $(1·4)_2$, 2·4, $(1·8)_2$, 2·4	1·72
	III.	25	0	100	2·6, $(2·2)_2$, 1·8, 2·2, 2, 2·2, 2·6, 2·4,2, 2·6, 1·8, 2·2, 2·6	2·24
195	II.	25	0	100	2·2, 2·4, 1·6, 1·8, 1·6, 1·8, 1·2, 1·8, 1·2, 1, $(0·8)_2$, 2, 2·2	1·6
	III.	25	0	100	3, 2, 2·2, 2, 2·8, 2·6, 1, 1·6, $(2·4)_2$, 1·4, 2, $(2·8)_2$, 2, 2·4	2·21
475	II.	25	0	100	1·2, 1·8, $(0·8)_3$, 2, 0·8, 0·6, $(0·8)_2$, 1, 1·6, 0·8, 0·6, 1·2)	1·04
	III.	25	0	100	1·8, 0·8, $(1)_2$, 0·6, 1·8, $(1)_2$, 1·4, 0·8, 1·4, 1, 1·8	1·18

1) Vgl. Anm. 1 pag. 111.
2) Seit längerem besonnt.
3) Seit kurzer Zeit besonnt.

Impatiens parviflora. II (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Knotens	Zahl der Stomata: offen	Zahl der Stomata: geschlossen	Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
545	II.	30	0	100	1, 1·4, $(1)_2$, $(1·4)_2$, 1·2, 0·2, 0·4, 1·6, 0·8, 1, 1·6, 0·6, 1, 0·6	1·01
	III.	25	0	100	1, 1·2, 0·8, 1·6, 0·8, 1·4, 1, 1·2, 0·6, 0·8, $(1)_2$	1·03
710	II	30	6	83,3	$(0·6)_2$, $(0·2)_6$, 0·4, $(0·6)_2$, 1·8, 0·2, 0·4, 0·2, 0·4	0·44
	III.	25	1	96	$(0·4)_2$, $(0·6)_2$, $(0·8)_2$ 0·2, 0·6, 0·8	0·58

Impatiens parviflora. III.

Versuch am 8. VII. 1914; t = 17,5°; rel. Feuchtigkeit 86 %. — Pflanzen in Blüte. Zur Untersuchung kommen Blätter verschiedenen Alters.

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes [1])	Zahl der Stomata: offen	Zahl der Stomata: geschlossen	Zahl der offenen Stomata in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
15	4	11	30	26,8	$(0·2)_2$, $(0·6)_2$, 0·2, 0·6, 0·4, 0·2, 0·6, 0·8	0·44
	7	25	2	92,6	0·8, 1·2, $(2)_2$, 1·6, $(1·2)_2$, 0·8, 1·4, $(0·4)_2$	1·12
	9	25	0	100	0·4, 0·6, 1, 0·6, 1·4, 0·8, $(0·6)_3$, 1·6, 0·6	0·80
25	2	30	3	90,91	1·6, $(1)_2$, 0·6, $(1·2)_2$, 1, 0·4, 0·2, 1·4, 1·2, 0·8	0·96
	4	25	7	78,1	$(0·4)_4$, 0·2, $(0·4)_2$, $(0·6)_2$, 0·8, 1·4, $(0·8)_2$	0·58
	7	25	0	100	1, $(0·8)_2$, $(1·2)_2$, 0·6, 2, $(0·6)_2$, $(0·8)_2$	0·91
30	2	25	0	100	1·2, 1·8, 0·8, 1·2, 0·8, 1·4, 1, 1·4, $(0·6)_2$	1·08
	4	25	0	100	1·6, 1·2, 0·8, 1·2, 1, 0·8, $(1·2)_2$, 0·6, 1·2	1·08
	8	25	0	100	1·8, 0·6, 1 4, 1·2, 0·4, 1·8, 0·4, 0·8, 1·2, 1, 0·8, 1	1·03
170	a	25	0	100	2·8, 3, 1, $(2·6)_2$, 2·4, 3·2, 3, 2·6, 3	2·62
	b	25	0	100	2·4, $(2·8)_2$, 3·2, 2·4, 2, 3, 2, 2·6, 1,8, 2·2, 2·4	2·46
	c	25	0	100	1·8, 0·8, 1·8, 2, 2·2, 1·6, $(1·8)_2$, $(1·6)_2$, 1·8	1·71

1) Von unten nach oben gezählt.

Impatiens parviflora. III (Fortsetzung).

Beleuchtung t sec	Nr. des Blattes	Zahl der Stomata offen	Zahl der Stomata geschlossen	Zahl der offenen Stellen in %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
480	2	25	0	100	1·2, 1·8, 0·8, 1·2, 0·8. 1·4, 1, 1·4, $(0·6)_2$	1·08
	4	25	0	100	1·6, 1·2, 0·8, 1·2, 1, 0·8,, $(1·2)_2$, 0·6, 1·2	1·08
	8	25	0	100	1·8, 0·6, 1·4, 1·2, 0·4, 1·8, 0·4, 0·8, 1·2, 1, 0·8, 1	1·03
715	2	25	0	100	1, $(0·8)_2$, $(0·2)_3$, 0·8, $(6·6)_2$, $(0·8)_2$, $(0·6)_2$, 0·2	0·58
	4	25	0	100	0·4, 0·6, $(0·4)_2$, 0·8, 0·6, 0·2, $(0·4)_2$, 0·2	0·44

Dessen ungeachtet besteht aber meines Erachtens doch die Angabe Schwendener's zu Recht, daß „absolute oder auch nur relative" Dunkelheit zu einer Schließbewegung führt. Erstens sind die durch Lichtentzug geschaffenen Bedingungen nicht identisch mit den sich während der Nacht einstellenden komplizierten Bedingungskonstellationen, die aus sekundären Gründen einer Schließbewegung entgegenarbeiten können; zweitens tritt wohl auch nachtsüber stets eine Verengerung der Stomata auf, die allerdings in gewissen Fällen nicht bis zu einem „hermetischen" Verschluß fortschreitet. Nach Stein (l. c. pag. 58) bildet ein „völliger Spaltenverschluß überhaupt eine Ausnahme gegenüber vielen Modifikationen bei Abend eintretender Spaltenverengerung". Ebenso, wie wir bei nyktinastischen Bewegungen von „Öffnungs- und Schließbewegungen" ohne Rücksicht auf die dabei erreichte Bewegungsamplitude sprechen, müssen wir jede „Spaltverengerung" als „Schließbewegung" gelten lassen, gleichviel, ob der Verschluß ein vollkommener ist oder nicht, was ja vielfach von Konstruktionsdetails der Schließzellen und anderen sekundären Momenten abhängt. Vom biologischen Standpunkte ist es zweifellos von Interesse zu erfahren, daß nyktinastische Pflanzen nach Stahl und Stein ihre Stomata nachtsüber im Durchschnitt weniger vollkommen verschließen als Pflanzen ohne Schlafbewegungen. In bezug auf das physiologische Verhalten bilden aber solche Fälle keine Ausnahme. „Eine Verengerung der Spalten dagegen" — äußert sich Stein selbst (l. c. pag. 10) — „findet fast allgemein statt, sie ist nur mittels der Infiltrationsmethode nicht erkennbar." Nach unseren Erfahrungen wird somit ganz allgemein durch Verdunkelung eine Schließbewegung der Stomata eingeleitet.

Eine andere Frage ist es, ob sich Stomata bei konstanter Dunkelheit wieder zu öffnen vermögen. Die von mehreren Seiten vermutete Periodizität der stomatären Bewegung konnte bisher nicht erwiesen werden. Hingegen konnte Stein an einer Reihe von Pflanzen eine „starke Öffnungsbewegung am ersten Dunkeltage" beobachten, die allmählich wieder rückgängig gemacht wird. Verfasserin läßt es unentschieden, ob diese Öffnungsbewegung als einmalige Nachwirkung des Lichtreizes am vorhergegangenen Tage aufzufassen ist oder ob andere Vorgänge dabei im Spiele sind.

Ich konnte im Sommer 1913, ehe mir die eben erwähnten Untersuchungen bekannt geworden waren, eine ähnliche Erscheinung an Impatiens parviflora durch direkte mikroskopische Untersuchung der Stomata feststellen. Ich gebe zur Illustration nur einen Versuch wieder.

Pflanze aus tiefem Schatten mit wenig Assimilaten; samt Wurzelsystem sorgfältig ausgenommen in Brunnenwasser übertragen und sofort in den Dunkelschrank eingebracht. Versuchsbeginn am 1. VII. p. m.

		Zahl der beobachteten Stomata:	
		offen	geschlossen
2. VII. a. m.	Blatt I und II	2	25
„	„ VI	0	25
„	„ VIII	6	30
3. VII. „ „	„ I, IV, VII, IX:	„	„ „
4. VII. „ „	„ I: Blatt abgefallen, Stomata geschlossen		
	IV	30 (weit offen)	5 geschlossen
	VII	25 „ „	12 „
	IX	10 „ „	25 „
5. VII. „ „	„ III, IV, VII: Bl. dem Vertrocknen nahe, zumeist geschl. Stom.		
	VIII	25 (weit offen)	0 geschlossen
	IX	25 „ „	0 „
	X[1])	30 „ „	4 „
6. VII.	Sämtliche Blätter bis auf die beiden jüngsten (X und XI) abgefallen; Stomata an diesen fast durchaus geschlossen.		

Die zunächst im Dunkeln sich schließenden Stomata waren somit am 3. Tage in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle weit geöffnet, ohne daß gegenüber den vorhergehenden Tagen in den äußeren Bedingungen eine wesentliche Veränderung vor sich gegangen wäre. Die hierdurch außerordentlich gesteigerte Transpiration führte zu einem vollständigen Vertrocknen der ausgewachsenen Blätter, die am folgenden Tage abgestoßen wurden, so daß nur mehr die im Wachstum befindlichen

1) Junges, kaum 2,5 cm langes, im Wachstum befindliches Blatt.

Blätter erhalten blieben, die ihre Stomata schlossen und sich in diesem Zustande noch viele Tage frisch erhielten.

Ich habe eine Reihe von derartigen Versuchen durchgeführt und insofern dasselbe Ergebnis erzielt, als stets im Dunkeln die Majorität der Stomata einzelner oder aller Blätter sich öffneten. Die Öffnungsbewegung setzte bisweilen schon am 2., bisweilen erst am 4. Tage ein. Wurde hingegen ein reich beblätterter Sproß abgeschnitten in Wasser eingestellt, so trat oft schon nach kurzer Zeit offenbar infolge ungenügender Wasserversorgung durch die Schnittfläche ein Welken ein: die Pflanze gewann ihren Turgor nicht wieder, die Stomata blieben in diesem Falle dauernd geschlossen; zur Öffnungsbewegung ist eben ein gewisser Turgeszenzgrad unerläßlich. Worauf die früher oder später im Dunkeln auftretende Öffnung der in Wasser eingestellten unversehrten Pflanzen beruht, vermag ich noch nicht anzugeben.

Von einer „Nachwirkung" des Lichtes kann in diesem Falle natürlich keine Rede sein, da die Öffnungsbewegung sich in der Regel erst nach mehrtägiger Verdunkelung, dann aber mit großer Intensität einstellte. Daß die Öffnung etwa passiv dadurch erfolgte, daß infolge Turgorverlustes der Epidermiszellen, der auf der Spaltöffnung lastende Gegendruck sinkt, ist ebensowenig anzunehmen; dagegen spricht unter anderem schon die Tatsache, daß sich die geöffneten Stomata beim Welken und wenigstens an jungen Blättern — auch spontan unter gleichbleibenden Bedingungen wieder zu schließen vermögen. Ich führe daher die Öffnung der Stomata bei konstantem Lichtentzug auf tiefgreifende Stoffwechselveränderungen zurück, welche als Folge andauernder Verdunkelung zu erwarten sind[1]).

Ich glaube einstweilen nur beobachtet zu haben, daß der Zeitpunkt der Öffnung in einem Zusammenhange steht mit der vor dem Versuchsbeginn vorhandenen Quantität der Assimilate, doch bedarf die Erscheinung noch einer eingehenden Untersuchung. Aber schon die Tatsache an sich, daß unter Umständen geschlossene Stomata sich in konstanter Dunkelheit zu öffnen vermögen, scheint mir von Wichtigkeit zu sein, denn sie läßt unzweifelhaft erkennen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata unabhängig vom Prozeß der CO_2-Assimilation vollzogen werden kann, während nach der herrschenden

1) Von der Erwägung ausgehend, daß vielleicht die Zunahme der Azidität des Zellsaftes dabei eine Rolle spielen könnte, veranlaßte ich eine systematische Untersuchung über Beeinflussung der Spaltöffnungsbewegung durch Säuren, die ihrem Abschlusse entgegen geht.

Anschauung die im Assimilationsprozeß gebildete osmotische Substanz allein zur Öffnung der Stomata zu führen vermag.

IV. Der Einfluß von CO_2 auf die Stomatärbewegung.

Die letzterwähnten Erfahrungen und andere Beobachtungen bestimmten mich, den Einfluß von CO_2 des näheren zu untersuchen.

„Schon aus der anatomischen Tatsache, daß die Schließzellen gewöhnlich Chlorophyll führen, die anderen Epidermiszellen aber nicht", sagt Schellenberg (l. c. pag. 174), „läßt sich vermuten, daß die Schließzellen selbständig assimilieren können und dadurch ihren Turgor zu verändern imstande sind. Schwendener hat, gestützt auf diese Tatsache, den Schließzellen allein die Fähigkeit zugesprochen, durch die Assimilation ihren Turgor zu verändern und damit selbständig die Bewegung der Spaltöffnungen herbeizuführen". Und er setzt weiter folgerichtig fort: „Ist diese Argumentation richtig, dann müssen die Spaltöffnungen in einer kohlensäurefreien Atmosphäre nicht mehr funktionieren, weil sie keine Kohlensäure mehr assimilieren können. Die Spaltöffnung muß also unter dieser Bedingung stets geschlossen sein".

Auch Kohl schließt sich dieser Auffassung an und äußert die Vorstellung, daß die Öffnung der Stomata nur durch den Unterschied im Chlorophyllbesitz der Schließzellen gegenüber den Epidermiszellen ermöglicht wird. „Enthielten die Epidermiszellen in gleicher Weise wie die Schließzellen Chlorophyll, so würden sich die Spalten nach Belichtung schließen müssen, wenn auch nur durch eine passive Bewegung der Schließzellen." Diese Vorstellung geht jedenfalls zu weit. Die an der erwähnten Stelle angeführten Beobachtungen an Pflanzen mit chlorophyllhaltigen Epidermiszellen, deren Spalten sich dementsprechend bei Belichtung schließen oder nur sehr schwach öffnen, beruhen wohl auf Irrtum. Ich habe von den dort namhaft gemachten Beispielen eine Anzahl selbst wiederholt untersucht — wie Impatiens, Melampyrum sp., Ranunculus Ficaria, Lamium purpureum und eine Reihe von Farnen — kann jedoch kein abnormes Verhalten im Lichte beobachten.

Um die Frage zu entscheiden, ob eine „Reizwirkung des Lichtes auf das farblose Plasma" die Öffnung der Spalten veranlaßt oder ob die durch die Assimilationstätigkeit der Chloroplasten gelieferte osmotische Substanz hierfür maßgebend ist, verglich Kohl das Verhalten chlorophyllhaltiger Schließzellen mit dem chlorophyllfreier im direkten Sonnenlichte. Zu den Versuchen dienten die Stomata weißgestreifter

Rassen von Evonymus japonicus und Oplismenus imbecillis, sowie die korollinischen Kelchblätter von Clerodendron Balfouri. Das „erwartete" Resultat ergab, „daß die Schließzellenbewegung bei Chlorophyllarmut eine sehr träge war, bei gänzlichem Chlorophyllmangel in den Schließzellen aber ganz ausblieb bei Belichtung". Ohne die Richtigkeit der Kohl'schen Beobachtungen zu bezweifeln, wird man ihnen doch keine sonderliche Beweiskraft zusprechen können, da ja mit dem Mangel an Chlorophyll auch andere abnorme Bedingungen verknüpft sein können, welche das Spiel der Spaltöffnungen beeinflussen.

Demgegenüber scheinen die Versuche Schellenberg's wesentlich beweiskräftiger. Er fand die Stomata von Iris germanica, Helleborus spc., Aconitum lycoctonum u. a. der Annahme entsprechend in CO_2-freier Atmosphäre geschlossen, während die gleichen Pflanzen, die sich in nicht CO_2-freier Atmosphäre befanden, ihre Spaltöffnungen geöffnet hatten (l. c. pag. 175).

Diese Versuche wurden denn auch in der Regel für beweiskräftig gehalten. So beruft sich etwa Schwendener-Holtermann auf sie, um daraus die Bedeutung der Stomata für die Assimilation zu deduzieren: „Zum Schlusse bemerke ich, daß die Aufgabe der Spaltöffnungen unzweifelhaft nicht — wie oft genug behauptet wird — darin besteht, die Transpiration zu regulieren; sie steht vielmehr im Dienste der Assimilation, deshalb schließen sie sich bei Mangel an Kohlensäure[1])" (l. c. pag. 93).

Leider sind die in dieser, wie wir sehen, prinzipiell wichtigen Frage entscheidenden Versuche bei Schellenberg in bedauerlicher Kürze wiedergegeben und lassen — wie schon Darwin hervorhob — Zweifel aufkommen, ob bei der gewählten Versuchsanordnung tatsächlich eine CO_2-freie Atmosphäre erzielt wurde. Es ist fraglich, ob der Luftstrom, der durch 2 Tage hindurch eine nur 10%ige KOH-Vorlage passierte, (die Beschaffenheit der Vorlage ist nicht angegeben) beim Eintritt in die Glocke, unter der die Pflanzen, d. h. abgeschnittenen Blätter und Zweige, untergebracht waren, seines CO_2-Gehaltes vollständig beraubt war und noch fraglicher, ob die produzierte Atmungskohlensäure durch einen langsamen Luftstrom aus der Glocke entfernt werden konnte. Da in der Glocke selbst für eine Absorption der Atmungs-CO_2 anscheinend nicht gesorgt war, halte ich sogar eine Anreicherung von CO_2 unter diesen Umständen nicht für ausgeschlossen.

1) Von mir gesperrt.

Die Schellenberg'schen Ergebnisse müssen heute um so mehr Bedenken erregen, als inzwischen Darwin allerdings bei anderen Pflanzen (Narcissus, Tropaeolum, Campanula und Taedia) gerade zum entgegengesetzten Resultate gelangte: die Stomata blieben bei Abwesenheit von CO_2 offen, während sie sich in einer Kohlensäureatmosphäre schlossen. Daß die differenten Ergebnisse in einem verschiedenen Verhalten der Versuchspflanzen beider Autoren begründet sind, ist wohl von vornherein kaum wahrscheinlich, eher ist die Methode hierfür verantwortlich zu machen.

Burgerstein äußert die Vermutung, daß der relativ kleine und normal immer vorhandene Kohlensäuregehalt der Luft keinen wesentlichen Einfluß auf den Öffnungszustand der Spaltöffnungen ausübt und daß daher, wenn belichtete Spaltöffnungen in normaler Luft sich öffnen, sie dies auch in einer kohlensäurefreien Atmosphäre tun (l. c. pag. 37). Vom Standpunkte Schwendener's müßte hingegen offenbar die gegenteilige Vermutung die größere Wahrscheinlichkeit für sich haben; ist doch die Produktion osmotischer Substanz in den Schließzellen, welche für die Öffnungsbewegung maßgebend sein soll, an die CO_2-Assimilation gebunden.

Einige gelegentliche Erfahrungen bestärkten jedoch meine Zweifel an der Richtigkeit dieser Anschauung.

Werden Blätter oder Blattfragmente, deren Stomata sich im Dunkeln geschlossen haben, völlig submergiert, so öffnen sich die Spalten auch bei weiterem Lichtentzuge ebenso wie beim Übertragen in helles Licht; die Öffnungsbewegung geht jedoch im Dunkeln wesentlich langsamer vor sich als unter Mitwirkung des Lichtes und führt nur zu einer geringen Spaltweite. Ein derartiger Versuch (vom 2. Juni 1913)[1]), den ich zur Illustration anführe, ergab folgendes Resultat:

	Prozente der offenen Stomata	
	a) in direktem Sonnenlichte	b) im Dunkeln
nach 3 Min.	64,5	—
„ 5 „	—	0
„ 6 „	73,6	—
„ 10 „	100,0	8
„ 30 „	100,0	10

Das Ergebnis ist insofern bemerkenswert, als sich dabei der beherrschende Einfluß des Lichtes unter Bedingungen erkennen läßt, die

1) Die beiden Versuchsserien wurden unmittelbar nacheinander durchgeführt.

jedenfalls der CO_2-Assimilation durchaus ungünstig sind. Dieses prinzipiell wichtige Ergebnis findet eine weitere Stütze in dem nachfolgenden Versuche, der gleichfalls des öfteren mit ähnlichem Erfolge durchgeführt wurde.

Versuch vom 17. V. 1913.

Impatiens parviflora. Pflanze aus schwach diffusem Licht; Stomata geschlossen. Blätter submergiert: a) in normales (aq. font.), b) in ausgekochtes und filtriertes Brunnenwasser (aq. dec.) von gleicher Temperatur und sofort hellem Tageslichte ausgesetzt.

	Durchschnittliche Spaltweite:	
	a) in aq. font.	b) in aq. dec.
9 h 40 (Beginn)	—	—
10 h 10	1,2	0,82
11 h 20	1,38	0,82

Wegen zunehmender Infiltration der Interzellularen in aq. dec. Vers. abgebrochen.

Der Versuch läßt einen deutlichen Einfluß des Mediums auf die Spaltweite erkennen. Bei gleicher Beleuchtungsstärke ist die Öffnungsweite der Zentralspalte nach derselben Expositionsdauer in ausgekochtem Wasser beträchtlich geringer als in lufthaltigem Wasser. Welche Faktoren die Differenz bedingen, läßt sich aus diesem Versuche natürlich nicht entnehmen. Ich möchte zunächst nur die Tatsache hervorheben, daß im ausgekochten Wasser somit unter völligem oder jedenfalls fast vollständigem Ausschluß der Assimilationstätigkeit immerhin eine Öffnungsbewegung eingeleitet wurde, die — wie ich hinzufügen kann — bei Lichtabschluß jedenfalls beträchtlich geringfügiger ausfällt oder verzögert ist.

Zur Entscheidung der Frage wurden nachstehende Versuche durchgeführt.

1. Wirkung von CO_2-Entzug bei Lichtabschluß.

Die Versuchsanordnung war folgende: Nach Eintritt des Spaltverschlusses im Dunkeln (seltener nach erfolgtem Welken) wurde aus einem Interkostalraum eines ausgewachsenen Blattes ein Fragment ausgeschnitten und der Spaltzustand mikroskopisch kontrolliert. Hierauf wurde es in zwei gleiche Teile von ca. 16—25 mm^2 zerschnitten und jedes Blattfragment mit seiner Oberseite auf entsprechend größere Deckgläser aufgelegt, die mit einer doppelten Lage mit aq. dest. durchfeuchteten Filterpapiers bedeckt waren. Durch sanftes Andrücken wurde dafür gesorgt, daß die Blattoberseite innig dem feuchten Filterpapier anlag, während jede direkte Benetzung der Unterseite streng vermieden wurde. Die so adjustierten Deckgläschen wurden nun möglichst

schnell auf den abgeschliffenen und eingefetteten Rand zylindrischer Gläschen von ca. 6 cc, Inhalt aufgedichtet, die unmittelbar vorher einige Millimeter hoch mit destilliertem Wasser bzw. zur Absorption des CO_2 mit konzentrierter KOH gefüllt worden waren, worauf sie bis unmittelbar zur Untersuchung in den Dunkelschrank übertragen wurden. Zur mikroskopischen Prüfung wurden die Blattstückchen mit der Pinzette auf einen trockenen Objektträger übertragen. Sollte der Versuch fortgesetzt werden, was zumeist unterlassen wurde, so wurde das Filterpapier neuerdings befeuchtet und die KOH erneuert. Bei dieser Versuchsanstellung ließ sich allerdings eine ungleiche Luftfeuchtigkeit in den Parallelversuchen nicht vermeiden. Die konzentrierte Lauge bedingte natürlich, daß nicht nur CO_2, sondern auch Wasserdampf absorbiert wurde; das Filterpapier trocknete auch in diesem Falle sichtlich rascher aus. Die Bedingungen für eine Öffnungsbewegung der Stomata waren somit von vornherein für die Blätter im CO_2-freien Raum wesentlich ungünstiger.

Wie die nachfolgende Tabelle zeigt, war jedoch trotzdem die Öffnungsbewegung in der CO_2-freien Atmosphäre stets begünstigt. Gewöhnlich ist nicht nur der Prozentsatz der offenen Stomata ein größerer, sondern auch die in gleicher Zeit erzielte Öffnungsweite eine ansehnlichere. Die Differenzen sind so augenfällig, daß etwaige Schätzungsfehler gar nicht in Betracht kommen.

(Siehe Tabelle pag. 130.)

Eine Serie derartiger Versuche, welche in dieser Zusammenstellung keine Aufnahme fanden, führte zwar zu dem gleichen Ergebnisse, konnten aber nicht als einwandfrei gelten. Ich hatte die Versuchsgefäße mit einer etwas zu reichlichen Wassermenge beschickt und das die Blattfragmente tragende Deckglas unmittelbar nach dem Eintragen eines Stückchens Ätzkali aufgelegt. Bei der Untersuchung zeigte sich, daß die Unterseite des Blattfragmentes von einigen alkalisch reagierenden Tröpfchen bedeckt war. Infolge der vorübergehenden starken Erwärmung bei der Lösung des Ätzkalis hatte sich offenbar Wasser kondensiert und bei dem energischen Lösungsprozesse waren Kaliteilchen mitgerissen worden. Es konnte somit der Einwand erhoben werden, daß auch in einigen der früheren Versuche, obgleich nur wenig Lösungsmittel geboten wurde, derselbe Übelstand aufgetreten sein könnte, die Öffnung der Stomata somit eine unmittelbare Wirkung der Alkaleszenz und nicht des CO_2-Entzuges wäre.

Prot.	Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
			Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
XB	31. V. 13. 9h 30 a. m.	30	39	$(0.2)_2$, 0.5, 0.2, 0.4, 0.2, 0.4	0 3	68	$(0.2)_2$, 0.4, 0.6, 0.4, 0.2, $(0.4)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, 0.2, 0.6	0.38
XIV	31. V. 5h 10 p. m.	30	43	$(0.2)_2$, 0.6, $(0.2)_2$	0 28	94	$(1)_2$, $(0.6)_2$, 0.4, 0.8, $0.4)_2$, 0.2, 0.8	0.62
XV	2. VI. 5h 17	30	68	$(0.2)_3$, $(0.4)_2$, $(0.2)_3$ $(0.4)_2$	0.28	88	1, 1.2, $(0.8)_2$, 1, 0 8, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 1, 0.6	0 92
		40	58	0.6, 0.2, 0.4, $(0\ 2)_3$, $(0.4)_2$	0,32		vertrocknet	
		20	43	$(0\ 5)_2$, $(0.2)_3$, $(0.4)_2$	0.34	73	$(0.2)_3$, $(0.4)_2$, 0.8, 0.2, 1, $(0.2)_{10}$, $(0.4)_3$, 0.8	0.34
XVI	3. VI. 11h 30	25	25	0.4, 0.2, 0.6, $(0.2)_2$, 0.4	0.33	100	$(0.2)_4$, $(0.4)_5$, 0.8, 0.6, 0.8, $(0.4)_2$, $(0.2)_5$, 0.4, 0.8	0 38
		40	25	$(0.2)_6$, $(0.4)_3$, 1, $(0.2)_3$	0.36		vertrocknet	
XVII	3. VI. 11h 30	25	26	$(0.2)_4$, 0.6, 0.4, 0.2	0.29	87	0.4, $(0.2)_4$, 0.6, $(0.4)_4$, $(0.6)_2$, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$	0.36
	3. VI. 11h 30	50	18	$(0.2)_2$, 0.4, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$	0.27	100	$(0.4)_4$, 0.6, 0.4, 0.2, 0.4, 0.8, 0.6, $(0.4)_2$, 1, 0.4, 0.6, $(0.8)_2$, 1, 0.8, 1.2, 0.8	0.61
XX	5. VII. 5h 9	30	59	$(0.4)_4$, 0.6, 0.2, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_3$, $(0.2)_3$	0.34	95	$(0.4)_2$, $(0.6)_2$, 0.8, $(0.2)_2$, $(0.4)_6$, 0.2, $(0.6)_2$, $(0.2)_8$, $(0.4)_2$, $(0,8)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, 0.6	0.42
XXII	6. VII. 10h 40	30	22	0.2, 0.4, 0.2, 0.4, $(0.2)_3$	0.26	68	1.2, $(0.4)_2$, 1, 0.4, 0.2, 0.4, 0.2, $(0.4)_3$, 0.2, 0.4	0.46
	6. VII. 11h 30	10	23	$(0.2)_4$, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$, 0.4, $(0.2)_3$	0.25	71	$(0.6)_2$, 0.2, 0.4, $(0.2)_4$, 0.6, 0.2, $(0.4)_2$	0.35
	6. VII. 11h 30	20	18	$(0.2)_3$, $(0.4)_2$	0.28	94	0.8, 0.6, 0.4, 1, 0.6, 0.8, 0.4, 1.2, $(0.8)_3$, 0.6, 0.8, 1, 0.2	0.72

Infolgedessen habe ich noch eine Versuchsserie durchgeführt, bei der wieder an Stelle des festen Ätzkali eine konzentrierte KOH-Lösung in Anwendung kam, die sich vorher zuverlässig auf Zimmertemperatur abgekühlt hatte; überdies überzeugte ich mich stets am Ende des Versuchs von der neutralen Reaktion der Filterpapierunterlage. Wie in den früheren Experimenten waren die über KOH befindlichen Objekte sichtlich gewelkt und oberflächlich vollkommen trocken.

Zum Versuche dienten Blattfragmente, die für jeden Parallelversuch demselben Interkostalstück der Lamina entnommen worden waren; die Stomata waren vor Versuchsbeginn durchaus geschlossen, die Versuche wurden bei Lichtabschluß durchgeführt. Das Ergebnis ist in nachstehender Tabelle wiedergegeben.

	Datum	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
			Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
1	15 VII. a. m.	42	0	0	0	100	$(0.2)_3$, 0.4, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, 0.6, 0.2, $(0.4)_3$, 0.6, $(0.4)_4$	0.35
2	15. VII. a. m.	42	0	0	0	100	0.4, $(0.2)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, $(0.6)_3$, $(0.2)_5$, 0.6, 0.4	0.37
3	15. VII. a. m.	43	0	0	0	79.5	0.8, 0.4, $(0.8)_2$, $(0.4)_4$, $(0.6)_3$, 0.4	0.55
4	15. VII. a. m.	43	0	0	0	90.9	$(0.6)_2$, 0.8, $(0.4)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, 0.6, $(0.4)_2$, 0.6	0.48
5	15. VII. a. m.	52	0	0	0	89.3	0.6, 0.4, 0.2, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_2$, $(0.6)_3$, $(0.4)_2$, $(0.2)_2$	0.39
6	15. VII. a. m.	52	0	0	0	100	$(0.4)_2$, $(0.2)_2$, $(0.4)_3$, $(0.2)_3$, 0.4, $(0.6)_2$, 0.2, 0.4, $(0.2)_3$	0.33

Das Ergebnis dieser mit der größten Vorsicht mit Blättern eines Individuums an demselben Tage durchgeführten Versuche ist völlig eindeutig und steht in voller Übereinstimmung mit den früheren Versuchen;

die Stomata hatten sich während der Versuchsdauer in „normaler" Luft überhaupt nicht geöffnet.

Die Versuchsanordnung wurde noch in anderer Weise modifiziert. In dem basalen Teil einer umgewendeten Eprouvette, welcher mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war, wurde ein ca. 2,5 cm langer und 1 cm breiter Blattstreifen eingebracht und mit der Oberseite dem Filter leicht angedrückt: hierauf wurde ein etwa 5 ccm fassendes Glasröhrchen mit konzentrierter KOH-Lösung eingeschoben und durch ein feuchtes Filterröllchen in seiner Lage erhalten. Die so adjustierte Eprouvette wurde nun über Hg, das mit Wasser überschichtet war, aufgestellt. Der Parallelversuch wurde in gleicher Weise mit Hinweglassung des Absorptionsmittels durchgeführt. Trotz der Ätzkaliwirkung ließ sich der Raum bei dieser Anordnung konstant feucht erhalten. Nachstehend das Ergebnis der anfangs Juni (1913) durchgeführten Versuche:

Prot. Nr.	Versuchsdauer Min.	normal			CO_2-frei		
		Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite	Zahl der offenen Stomata %	Spaltweite	Mittlere Spaltweite
1	40	12.3	ca. 0.2 0.1	ca. 0.3	57.78	$(0.4)_2$, $(0.2)_3$, 0.4, 0.6, $(0.4)_2$, $(0.6)_2$, 0.2, $(0.4)_2$, 0.8	0.41
2	50	0	0	0	78.9	0.4, 0.6, $(0.4)_2$, 0.2, $(0.6)_2$, 0.4, 0.8, 0.4, $(0.2)_2$, 1, $(0.8)_3$, $(0.6)_2$, 0.4, 0.8	0.55
3	60	10.9	$(0.2)_3$, $(0.4)_2$	0.28	68.9	1.4, 0.8, 0.6, 1.2, 1, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 1, 1.2, 0.6, 1, 1.2	0.98
4	90	3.8	ca. 0.2	ca. 0.2	88.2	0.8, 0.6, $(0.8)_2$, $(0.6)_2$, 1.4, 1, 0.8, 0.6, 0.4, $(0.8)_2$, 1, 0.6, 0.8	0.78

Die Versuche führen somit zu dem übereinstimmenden Ergebnisse, daß bei Lichtabschluß die Öffnungsbewegung der Stomata durch CO_2-Entzug begünstigt wird. Die Begünstigung äußert sich sowohl in einer Zunahme der Pro-

zente geöffneter Stomata als auch in der Erzielung einer größeren Spaltweite innerhalb der gleichen Zeit.

2. Wirkung des CO_2-Entzuges im Lichte.

Im Gegensatze zu den Dunkelversuchen führten die im Lichte durchgeführten Versuche unter gleichzeitigem CO_2-Entzug zunächst wenigstens zu keinem eindeutigen Ergebnisse. In der Mehrzahl der Fälle war wohl auch hier bei CO_2-Mangel eine Begünstigung der stomatären Öffnung zu verzeichnen, doch fehlte es nicht an Ausnahmen. Unter diesen Umständen machte sich eben eine Fehlerquelle besonders fühlbar. Die über KOH aufgestellten Blattfragmente trockneten namentlich bei direkter Insolation allzuleicht aus; dazu kommt, daß mit fortschreitender Assimilation schließlich unter allen Umständen in dem dem Versuchsobjekt zur Verfügung stehenden beschränkten Luftvolumen eine CO_2-Abnahme eintreten muß.

Ich ersetzte daher für diese Versuche die KOH durch Barytwasser. Die Blattfragmente wurden wie gewöhnlich mit ihrer Oberseite auf ein mit durchfeuchtetem Filterpapier bedecktes, größeres Deckglas aufgelegt, das auf einem Glastischchen in eine Dose (von 130 ccm Inhalt) mit aufgeschliffenem Deckel gebracht wurde, deren Boden ½ cm hoch mit Wasser bzw. klarem Barytwasser bedeckt war. Das Ergebnis war nunmehr ein durchaus befriedigendes: auch im Lichte ist die Öffnungsgeschwindigkeit und Öffnungsweite der Stomata wenigstens anfänglich im CO_2-freien Raume gefördert, wie die folgende Zusammenstellung einer kleinen Zahl der durchgeführten Versuche ergibt.

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal		CO_2-frei	
			% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite	% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite
Geranium acutifolium	9. IV.	45	50	5[1])	70	8.7
Caltha palustris a	3. IV.	75	83	eben geöffnet	100	entschieden weiter
„ „ b	2. IV.	80	0	0	47	—
Rumex spc. . . . . a	3. IV.	75	100	9	100	12
„ „ . . . . b	11. IV.	75	100	8.5	100	10.6

1) In dieser und der folgenden Tabelle entspricht ein Teilstrich = 0.44 μ (Okular-Schraubenmikrometer).

	Datum (1914)	Versuchsdauer Min.	normal		CO_2-frei	
			% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite	% der offenen Stomata	Mittlere Spaltweite
Helleborus niger a	22. V.	60	20	Spur	70	ca. 10
„ „ b	22. V.	60	30	—	60	—
Impatiens parvifl. a	23. V.	30	76	ca. 8	100	14
„ „ b	23. V.	60	90	10.8	100	12 4
„ „ c	24. V.	20	77	11.5	96	12.6
„ „ d	14. VII.	42	80	8.3	100	9.8
„ „ e	14. VII.	?	98	6.3	100	7.8
„ „ f	15. VII.	45	80 6	5.7	100	7.8
„ „ g	15. VII.	60	67 9	5.5	100	8.3
„ „ h	15. VII.	7	0	0	0	0
		12	55	5 9	0	0
		17	81	10	50	7.6
		25	100	10	62	6 8

Die hier angeführten Versuche wurden in verschieden starkem diffusen Lichte durchgeführt mit Ausnahme der Impatiens-Versuche *d* und *h*, welche direkter Insolation ausgesetzt wurden; trotzdem war auch hier derselbe Effekt des CO_2-Entzuges zu beobachten.

Um dem Einwande zu begegnen, daß sich Blattfragmente in dieser Hinsicht abnorm verhielten, führte ich zur Ergänzung einige Versuche an bewurzelten Pflanzen durch; ich wählte hierzu Topfflanzen von Tropaeolum maius, welche nach vorhergehender Verdunkelung unter geräumige, gut aufgeschliffene Glasglocken gebracht wurden, deren Innenwand zu zwei Dritteln mit feuchtem Filterpapier ausgekleidet war; unter die Glocke wurde gleichzeitig eine Kristallisierschale mit frisch bereiteter konzentrierter KOH bzw. Wasser eingebracht.

(Siehe Tabelle pag. 135.)

Nach Erneuerung der KOH wurden die Pflanzen neuerdings 16 Stunden verdunkelt und hierauf 1 Stunde ziemlich schwach diffusem Lichte ausgesetzt. Die Differenzen waren jetzt nicht so auffällig, aber immerhin unverkennbar im gleichen Sinne ausgefallen; wieder war die Öffnung im CO_2-freien Raume begünstigt. Doch nicht darauf kommt es in erster Linie an, sondern auf die Tatsache, daß bei Sistierung oder doch starker Beeinträchtigung der CO_2-Assimilation eine Öffnung der Stomata überhaupt einzutreten vermag.

Während bisher gezeigt werden konnte, daß CO_2-Entzug die Öffnungsbewegung der Stomata wesentlich begünstigt, konnte umgekehrt

Versuch: 4 Pflanzen durch 17 Stunden verdunkelt; 3 davon 7 weitere Stunden im dunkeln, CO_2-freien Raume; hierauf 30 Minuten insoliert.

	Versuchs-dauer	normal		CO_2-frei	
		Öffnungszustand	Spalt-weite[1])	Öffnungszustand	Spalt-weite[1])
mittleres Blatt	30 Min.	—	—	durchaus offen	19
„ „	35 „	durchaus geschlossen	0	—	—
jüngeres „	35 „	zum Teil offen	6	—	—
„ „	40 „	—	—	durchaus offen	10.8
älteres „	50 „	—	—	„ „	17.5
„ „	50 „	geschlossen	0	—	—
„ „	60 „	—	—	„ „	12.5
jüngeres „	70 „	Maiorität offen	11	—	—

bereits Darwin nachweisen, daß in CO_2-Atmosphäre die Öffnung der Spaltöffnungen unterbleibt. Man kann sich leicht von der Richtigkeit dieser Beobachtung in verschiedener Weise überzeugen.

Zunächst wurden Blattfragmente mit geschlossenen Stomata wie gewöhnlich adjustiert in der Gaskammer einem kontinuierlichen Strome gewaschener feuchter CO_2 ausgesetzt. Nach ¾ Stunden war weder im Dunkeln noch im diffusen Lichte eine Spalte offen, während in einem im Lichte gleicher Intensität durchgeführten Parallelversuche 90% Stomata eine ansehnliche Öffnung aufwiesen.

Derselbe Effekt läßt sich sehr bequem auch in der Weise erzielen, daß Blätter oder Blattfragmente in mit CO_2-übersättigtem Wasser submergiert werden. Daß hierdurch nicht etwa die Stomata in einen Starrezustand versetzt werden, geht daraus hervor, daß nicht allein an geschlossenen Spalten die Öffnung unterbleibt, sondern daß offene Stomata sich unter denselben Bedingungen völlig oder doch fast völlig zu schließen vermögen, bei Übertragung in Brunnenwasser sich jedoch im Lichte sofort wieder öffnen.

Eine Hemmung der Öffnung tritt übrigens nicht erst in reiner CO_2-Atmosphäre ein; eine Anreicherung von CO_2 im geschlossenen Luftraum wirkt bereits mehr oder minder stark im gleichen Sinne;

1) Bei dem starken Schwanken der Spaltweite der Tropaeolum-Blätter machen die in dieser Kolonne angeführten Mittelwerte (aus 10 Messungen) durchaus keinen Anspruch auf Genauigkeit; die Größe der Differenz läßt jedoch ungefähr die auffälligen Unterschiede hervortreten, welche die mikroskopische Untersuchung aufweist.

ich habe jedoch bisher das Minimum des noch wirksamen Partialdruckes der Kohlensäure mangels geeigneter Apparatur nicht ermittelt.

Im Anschluße an diese Beobachtungen ist noch eine Frage zu erörtern, welche zur Beurteilung der Versuche über die Wirkung des CO_2-Entzuges von Wichtigkeit ist. Ist es tatsächlich der Entzug von CO_2, welcher die Öffnung der Stomata fördert — wie ich bisher stillschweigend vorausgesetzt habe — oder vielmehr die unvermeidliche Anreicherung der Atmungskohlensäure, welche in den Parallelversuchen eine Verzögerung der Öffnungsbewegung bedingte. Ich glaube, daß diese letztere Eventualität von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat. Blattfragmente von nur wenigen (ca. 20—30) qmm, wie sie zumeist in den Versuchen Verwendung fanden, können innerhalb der relativ kurzen Versuchsdauer selbst intensive Atmung vorausgesetzt, unmöglich zu einer derartigen CO_2-Anreicherung in einem Versuchsraume von 6 -130 cmm führen, daß ihre Wirkung sich in so auffälliger Weise dokumentieren würde. Zudem müßte mit zunehmender CO_2-Produktion eine Hemmung im Laufe des Versuchs immer deutlicher hervortreten, während tatsächlich die Öffnungsbewegung allmählich fortschreitet. Bei den im Lichte durchgeführten Versuchen kann zudem infolge der einsetzenden Assimilation von einer solchen CO_2-Anreicherung überhaupt keine Rede sein. Es spricht somit alles dafür, daß tatsächlich der Entzug von CO_2 für die Begünstigung der Öffnung der Stomata verantwortlich zu machen ist. Dabei handelt es sich natürlich um CO_2 doppelter Provenienz: um Luft-CO_2 und Atmungs-CO_2, die sich wenigstens bei den Dunkelversuchen zunächst im Interzellularensystem anhäuft aber auch bei geschlossenen Spaltöffnungen allmählich nach außen diffundiert. Da im CO_2-freien Raume die Diffusion begünstigt wird, so sinkt unter diesen Umständen somit auch der CO_2-Gehalt der Interzellularenluft. Ihre Zusammensetzung ist es meines Erachtens in erster Linie, welche das Spiel der Stomata wesentlich beeinflußt.

Schlußbemerkungen.

1. Wenngleich die Transpirationsgröße verschiedener Pflanzen anerkanntermaßen nicht als einfache Funktion von Spaltöffnungszahl und Spaltweite darstellbar ist (s. namentlich Renner), so ist es doch von Interesse und für das Verständnis des Transpirationsvorganges von Bedeutung, zu untersuchen, inwieweit Spaltweite und Verdunstungsgröße von denselben Bedingungen beeinflußt werden.

Ich habe schon an früherer Stelle die Beziehung zwischen Intensität der Transpiration und Regulationsfähigkeit der Stomata an Blättern verschiedenen Alters hervorgehoben und möchte an dieser Stelle in Kürze auf eine analoge Abhängigkeit hinweisen, die für das Verständnis der Transpirationsförderung durch das Licht von Bedeutung ist.

Was die Beziehung der Transpiration zum CO_2-Gehalt der umgebenden Atmosphäre betrifft, so stimmen alle Beobachtungen darin überein, daß CO_2-Entzug die Transpiration fördert, während umgekehrt zunehmender Gehalt an CO_2 eine Depression der Verdunstung bedingt. Ich verweise auf die Untersuchungen von Dehérain, Jumelle, E. und J. Verschaffelt, Barthélamy, Sorauer, Kohl und Dixon, welche in Burgerstein's bekannter Monographie der Transpiration eine eingehende Würdigung erfahren haben (l. c. pag. 104—114). Verschaffelt hat insbesondere nach Burgerstein (das Original ist mir leider unzugänglich) bereits nachgewiesen, daß die stärkere Transpiration in kohlensäurefreier Luft sich nicht nur während der Belichtung, sondern auch im Dunkeln einstellt. Diese Ergebnisse haben zur Aufstellung mancher Hypothesen Veranlassung gegeben, deren Unhaltbarkeit Burgerstein bereits zugunsten der Anschauung Wiesner's dargetan hat. Nach unseren Beobachtungen erklärt sich die Beeinflussung der Transpiration unter diesen Bedingungen vollkommen befriedigend aus dem Verhalten der Stomata, welche sich eben in CO_2-freiem Raume öffnen und dadurch die Transpiration vergrößern, während sie eine CO_2-Anhäufung mit der Schließbewegung beantworten, was naturgemäß eine Herabsetzung der Verdunstungsgröße zur Folge hat. Das zu lösende Problem hat dadurch eine Verschiebung erfahren; was der Erklärung bedarf, ist nicht die Veränderung der Transpirationsgröße, sondern die Turgeszenzänderung der Schließzellen in Abhängigkeit vom CO_2-Gehalt der Atmosphäre.

2. Nachdem gezeigt werden konnte, daß die Öffnungsbewegung der Stomata jedenfalls nicht direkt mit der CO_2-Assimilation zusammenhängt, erhebt sich die Frage, welche Rolle in diesem Falle dem konstanten Auftreten des Chlorophylls in den Schließzellen zuzuschreiben ist, insbesondere, ob es bei der Öffnungsbewegung im Lichte eine unmittelbare Rolle spielt. Ein bestimmtes Urteil läßt sich auf Grund der bisherigen Untersuchungen allerdings noch nicht gewinnen. Ich will mich daher nur darauf beschränken, auf einige Möglichkeiten hinzuweisen.

Nach meinen Beobachtungen wäre eine derartige Funktion wohl denkbar, müßte aber in einer anderen Richtung gesucht werden als

bisher. Es ist jedenfalls bemerkenswert. daß CO_2-Anhäufung in gleicher Weise wie Verdunkelung auf die Schließbewegung hinarbeitet, währen umgekehrt Belichtung und CO_2-Entzug gleichsinnig eine Öffnung bewirken. Unterdrückung der Assimilationstätigkeit infolge Lichtentzuges muß zu einer CO_2-Anhäufung in den Interzellularen und der Atemhöhle führen, wodurch die Schließbewegung gefördert wird; bei einsetzender Belichtung wird die CO_2-Assimilation zunächst, solange die Stomata noch geschlossen sind, auf Kosten der in den Interzellularen angehäulten CO_2 einsetzen. Die Assimilation wirkt somit in gleicher Weise wie CO_2-Entzug, wodurch die Öffnungsbewegung begünstigt wird. In diesem Falle würde die Anwesenheit von Chlorophyll in den Schließzellen wohl unmittelbar für den Öffnungsvorgang im Lichte von Bedeutung sein, jedoch nicht wegen der Bildung osmotischer Substanz, sondern wegen der Verminderung des angesammelten CO_2.

Dem Chlorophyll könnte jedoch auch noch eine andere Rolle zufallen. Es ist zu beachten, daß in der Regel nicht allein die Schließzellen, sondern alle Zellen, soweit sie die Atemhöhle begrenzen, durch den Besitz von Chloroplasten ausgezeichnet sind. Das Auftreten von Chlorenchym in der Umgebung der Atemhöhle ist namentlich dort auffällig, wo diese chlorophyllfreies Wassergewebe durchbrechen. Ich verweise z. B. auf die von mir näher studierten umfangreichen Atemhöhlen der Bromeliaceen, die allseits von chlorophyllführendem Parenchym umsäumt und durchzogen werden (l. c. pag. 342). Die Assimilationstätigkeit kann somit schon im Bereich der Atemhöhle vor sich gehen und setzt bereits am äußersten Ende des Durchlüftungssystems in den Schließzellen ein; dadurch aber wird schon an den beiden Enden der Zentralspalte ein Konzentrationsgefälle im CO_2-Gehalt hergestellt, welches die Diffusion der Luftkohlensäure in das Blatt begünstigt.

3. Noch eine andere Frage bedarf erneuter Untersuchung: die Beziehung zwischen Spaltbewegung und Lichtqualität. Durch die Untersuchungen Wiesner's, die durch eine Reihe anderer Autoren (näheres bei Burgerstein, pag. 95ff.) ihre volle Bestätigung fanden, wurde der sichere Nachweis erbracht, daß die Transpiration vorzüglich im blauen Lichte gefördert wird. Es muß daher sehr auffällig erscheinen, daß die Öffnungsbewegung der Stomata nach Beobachtung von Darwin (I) gerade umgekehrt durch die roten Strahlen begünstigt werden soll. Mir fehlt es derzeit an einer entsprechenden Apparatur, zur einwandfreien Lösung der Frage. Vorversuche unter Senebier'schen Glocken sprechen jedoch für eine Förderung der Öffnungsbewegung im stark

brechbaren Teile des Spektrums, was in gutem Einklange mit den Transpirationsbeobachtungen stehen würde. Die Differenzen sind jedoch zu geringfügig, als daß ich aus den vorläufigen Befunden ein sicheres Resultat deduzieren möchte. Ich beabsichtige gerade diese Frage mit Hilfe der so empfindlichen Porometermethode einer erneuten Untersuchung zu unterziehen.

Mit dem Nachweise der Inkongruenz der Bedingungen für die CO_2-Assimilation und die Öffnungsbewegung der Stomata im Lichte ist auch der Beweis erbracht, daß die zur Öffnung führende Turgorsteigerung nicht notwendig nur auf der Neubildung osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse gewonnen werden kann. Es wäre verfrüht, ohne erneute, speziell auf diesen Punkt gerichtete, experimentelle Untersuchung eine Erklärung für die Turgorzunahme der Schließzellen im Lichte geben zu wollen. Vor allem fehlen noch Erfahrungen über das Verhalten Stärke führender und entstärkter Schließzellen. Jedenfalls liegt die Annahme nahe, daß die mit der Lichtintensität veränderlichen Turgorverhältnisse mit einer Veränderung der Plasmapermeabilität in innigem Zusammenhange stehen.

Die Ergebnisse sind jedoch auch in allgemeiner Hinsicht von Bedeutung. Während N. J. C. Müller in der Stomatärbewegung einen Reizvorgang erblickte, spricht ihr Schwendener den Charakter von Reizerscheinungen ab. „Denn die Veränderungen, welche das endosmotische Gleichgewicht stören, gehen langsam vor sich und können deshalb, auch wenn der Primordialschlauch selbst daran teilnimmt, den bekannten Reizerscheinungen bei Mimosa usw. nicht an die Seite gestellt werden: ich möchte sie daher lieber als gewöhnliche Wirkungen der Wärme, des Lichtes, der Verdunstung usw. bezeichnen, analog denen, welche auch in anderen parenchymatischen Zellen vorkommen.“ (Ges. Abh. I, pag. 66.) Heute wird man die Geschwindigkeit des Ablaufes eines physiologischen Prozesses wohl kaum mehr als Kriterium für den Reizcharakter gelten lassen; zudem ist die Reaktionsgeschwindigkeit auf Beleuchtungswechsel unter Umständen eine überraschend große, wie namentlich in neuerer Zeit aus den Porometerversuchen von Darwin und Pertz und Stein deutlich erhellt. Immerhin könnte man Schwendener's Auffassung beipflichten, wenn die Turgoränderungen, welche zur Bewegung des Schließzellenmechanismus führen, tatsächlich nur auf einer einfachen Anhäufung oder Ableitung osmotisch wirksamer Substanz beruhen würden. Mit Recht hat aber insbesondere Jost[1]) (l. c. pag. 60)

1) Haberlandt (l c., pag. 407) nimmt zwar im Anschlusse an die Befunde Schellenberg's an, daß die osmotische Substanz, von deren wechselnder Menge

darauf hingewiesen. daß das Licht wohl auch als Reiz eine Rolle spielt: „Ganz gewiß wirkt aber das Licht auch noch mehr indirekt als „Reiz" auf die Schließzellen ein". . . . . „Auch hier" (nämlich beim Spaltverschluß im Dunkeln) „wird man an eine Reizwirkung der Verdunkelung denken müssen, denn wenn einmal am Lichte osmotisch wirksame Substanzen gebildet worden sind, so können diese nach Aufhören der Beleuchtung nicht so rasch verbraucht werden, daß dadurch Spaltenschluß bedingt würde". Meine Beobachtungen bedeuten, wie ich glaube, eine wesentliche Stütze dieser Auffassung, da gezeigt werden konnte, daß eine Öffnungsbewegung auch unabhängig von der Produktion osmotischer Substanz im Assimilationsprozesse stattfinden kann. Die von Intensität und Qualität des Lichtes abhängige Spaltöffnungsbewegung ist als typischer Reizvorgang aufzufassen. Ich verspreche mir daher von einer Untersuchung der stomatären Bewegungen mit Hilfe reizphysiologischer Methoden noch manche neue und interessante Ergebnisse.

Zusammenfassung.

1. Die Bewegungstätigkeit der Stomata ist bei gleichen äußeren Bedingungen und an ein und demselben Individuum je nach Alter, Lage im Blatt und spezifischen Bau verschieden.

a) Die Stomata jüngerer noch im Wachstum begriffener oder eben erst ausgewachsener Blätter sind, wenngleich sie ihre Beweglichkeit schon erreicht haben, wenigstens bei krautigen Pflanzen in der Regel geschlossen und öffnen sich nur unter besonders günstigen Bedingungen; erst die Stomata tiefer situierter Blätter funktionieren als empfindliche Regulatoren der Transpiration, während sie in höherem Alter bekanntlich wieder in einen + starren Zustand übergehen.

b) An ein und demselben Blatte öffnen sich die in der Nähe der „Nerven" situierten Stomata (vielleicht im Zusammenhange mit der an diesen Stellen geringeren Ausbildung der Interzellularen) schwieriger, als die über dem Mesophyll liegenden Spaltöffnungen.

2. Die Regulation der Transpiration eines Blattes wird nicht allein durch die jeweils erzielte Spaltweite, sondern auch durch die Zahl der sich an der Bewegung beteiligenden Stomata bestimmt.

---

die Turgeszenzänderungen und damit der Öffnungszustand der Stomata abhängt, vom Chlorophyllapparate der Schließzellen gebildet wird, betrachtet aber doch den Einfluß des Lichtes auf den Turgor der Schließzellen als Reizerscheinung.

3. Bei Chlorophytum Sternbergianum bewirkt eine Verletzung des Blattes durch Einschneiden oder Einstechen mit glühender Nadel eine sich mit großer Geschwindigkeit in der Längsrichtung des Blattes fortschreitende Öffnungsbewegung der Stomata.

4. Wasserverlust infolge Welkens führt wenigstens bei krautigen Pflanzen (von solchen mit Schwimmblättern abgesehen) ohne Ausnahme zu einem Spaltenschluß. Die bisher bekannten Fälle eines anscheinend abweichenden Verhaltens erklären sich daraus, daß bei einem allzu rapiden Wasserverlust, also unter abnormen Bedingungen, eine vorzeitige Schädigung des Spaltöffnungsmechanismus eintritt, bevor noch die Schließbewegung eingeleitet werden kann.

5. Zahl und Öffnungsweite der Stomata nimmt bei sonst annähernd gleichen Bedingungen mit steigernder Lichtintensität zu; für manche Pflanzen — speziell Schattenpflanzen — ließ sich ein Optimum der Beleuchtung ermitteln, deren Überschreitung einen Rückgang der Spaltweite zur Foge hat, ohne daß ein Welken des Blattes erkennbar wäre (vgl. Leitgeb).

6. Während Lichtentzug wohl ausnahmslos eine Schließbewegung veranlaßt, die allerdings nicht immer einen bis zum hermetischen Verschluß führenden maximalen Ausschlag aufweisen muß, kann andererseits bei konstanter Verdunkelung aus noch unaufgeklärten Gründen eine weitgehende Öffnung vor sich gehen, die nicht als „Nachwirkung" vorhergehender Belichtung (C. Stein) aufgefaßt werden kann.

7. Entzug von CO_2 bedingt oder fördert sowohl im Lichte als auch bei Lichtabschluß eine Öffnungsbewegung der Stomata; Anreicherung von CO_2 verzögert oder hemmt hingegen die Öffnungsbewegung selbst bei hinreichender Belichtung (vgl. Darwin). CO_2-Anhäufung in den Interzellularen infolge der Atmung wirkt somit wie Lichtentzug, CO_2-Verminderung bei einsetzender Assimilation wie Belichtung.

8. Die Öffnung der Stomata im Lichte ist jedenfalls nicht unmittelbar von der Produktion osmotischer Substanz im Chlorophyllapparate der Schließzellen infolge des Assimilationsprozesses abhängig, ebensowenig wie der Spaltverschluß durch Ableitung der Assimilate allein befriedigend erklärt werden kann (Jost). Die Stomatärbewegungen sind daher als typische Reizbewegungen aufzufassen.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Graz, Juli 1914.

Literaturnachweis.

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Jena 1904, Verlag Fischer.

Darwin, Fr., I. Observations of Stomata. Phil. transact. r. Soc. London, B. 1898, Vol. CXC, pag. 531.

Darwin and Pertz, II. On a new Method of Estimating the Apertura of Stomata. Proc. of the R. Soc. B. 1911, Vol. LXXXIV, pag. 136.

Dengler, C., Eine neue Methode zum Nachweis der Spaltöffnungsbewegung. Ber. D. botan. Ges. 1912, pag. 452.

Grafe, V., Gas- und Wasserbewegung in der Pflanze. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden 1913, und „Ernährungsphysiologisches Praktikum", Berlin 1914, pag. 418.

Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.

Höhnel, Fr. v., Über den Gang des Wassergehaltes und der Transpiration bei der Entwicklung des Blattes. Wollny, Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik 1878, Bd. I, pag. 299.

Holtermann, s. Schwendener-Holtermann.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, III. Aufl. Jena 1913, Verlag Fischer.

Kohl, F. G., Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig 1886.

Krutitzky, Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. [Vortrag.] Ref. in Botan. Zeitg. 1882, pag. 27.

Leitgeb, H., Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitteil. des botan. Instituts zu Graz, I, 4, pag. 125.

Linsbauer, K., Zur physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Bd. CXX, Abt. I, pag. 319.

Lloyd, F. E., The Physiology of Stomata. Carnegie Institution, Washington 1908, pag. 1—142, Publ. 82.

Molisch, H., Das Öffnen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Zeitschr. f. Bot. 1912, Bd. IV, pag. 106.

Müller, N. J. C., Die Anatomie und Mechanik der Spaltöffnungen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. VIII, 1872, pag. 75.

Neger, Spaltöffnungsverschluß und künstliche Turgorsteigerung. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 179.

Renner, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 1910, Bd. C, pag. 451.

Schaefer, R. F. C, Über den Einfluß des Turgors der Epidermiszellen auf die Funktion des Spaltöffnungsapparates Inaug.-Diss., Berlin 1887.

Schellenberg, H. C., Beiträge zur Kenntnis von Bau und Funktion der Spaltöffnungen. Botan. Zeitg. 1896, I. Abt., pag. 181.

Schwendener, S., Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Berl. Akad. d. Wiss. 1881, pag. 833. — Ges. Abh., Bd. I, pag. 33, Berlin 1898, und „Zusatz" 1897, pag. 69.

Schwendener-Holtermann, Schwendener's Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909, Verlag Engelmann.

Seeliger, R., Über den Verlauf der Transpiration in den verschiedenen Altersstadien des Blattes. Diss., Göttingen 1911.

Stahl, E., Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeitg. 1894, pag. 117.

Stein, E., I. Bemerkungen zu der Arbeit Molisch's. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, pag. 66.

Dies., II. Über Schwankungen der stomatären Öffnungsweite. Inaug.-Dissertation, Weida i. Th. 1913.

Vouk, V., Ein verbesserter, neuer Wiesner'scher Insolator zur Bestimmung des Lichtgenusses. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX, pag. 391.

Ders., Die Methoden zur Bestimmung der chemischen Lichtintensität für biologische Zwecke. In: Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden, Bd. VI, pag. 180

Wiesner, J. v., I. Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw Kl. 1876, Bd. LXXIV, 1. Abt., pag. 54.

Ders., II. Der Lichtgenuß der Pflanzen. Leipzig 1907, Verlag Engelmann.

Zur Kenntnis der Struktur der Niederblätter und Hochblätter einiger Laubhölzer.

Von **Paul Neese** (Kiel). †

(Mit 11 Abbildungen im Text.)

Aufgabe.

Die folgende Untersuchung gilt zwei Fragen, die mehr formal als inhaltlich zueinander in Beziehung stehen. Beide Fragen hängen durch die Übereinstimmung des Materials und der Arbeitsmethode zusammen, da es sich in beiden Fällen um vergleichend morphologische und anatomische Untersuchung von Knospenschuppen und verwandten Blattformen an Sprossen von Laubhölzern handelt.

Die erste Frage, deren Beantwortung weniger Raum beansprucht, ging von folgenden Gesichtspunkten aus: Eine Reihe von Holzgewächsen zeigt eine Differenzierung in fertile und sterile Sprosse, die oft soweit geht, daß die Blütensprosse überhaupt keine Laubblätter ausbilden und sich mehr oder weniger frühzeitig vor den Laubsprossen entfalten. Diese Unterschiede beider Sproßarten machen sich bereits in Form und Größe der Winterknospe bemerkbar, wie dies jedem Gärtner bekannt ist: die Blütenknospen sind meist größer, eventuell auch anders geformt als die Laubknospen. Indessen genauer sind die morphologischen Verhältnisse beider Knospenarten meines Wissens noch nicht miteinander verglichen worden, und dies gilt noch mehr für die anatomischen Eigenschaften. Deshalb lag es nahe, an einer Reihe von Gewächsen beide Knospenarten nach diesen Gesichtspunkten vergleichend gegenüberzustellen. Die aufgefundenen Unterschiede drängten weiter die Frage auf, welche Beziehungen zwischen den Besonderheiten der Form und Struktur einerseits und den jeder Knospenart eigentümlichen Lebensbedingungen und Funktionen andererseits existieren.

Wesentlich ausgedehnter waren die Untersuchungen bei der zweiten Frage, die den inneren Bau der Knospenschuppen und vor allem der auf diese oft folgenden Übergangsblätter, daneben auch bestimmter hochblattartiger Formen zum Gegenstand hat. Wenn auch an den Laubsprossen der meisten Holzgewächse auf die Tegmente unmittelbar die Laubblätter folgen, wird doch in vielen Fällen der Übergang zu diesen durch besondere Blattgebilde vermittelt, die mit zunehmender Insertionshöhe reicher gegliedert und größer werden und

früher oder später in dem Laubblattypus endigen. Diese Zwischenformen haben von jeher das Interesse des Morphologen erregt, da sie besonders brauchbare Anhaltspunkte für die morphologische Wertung der Knospenschuppen liefern. Eine anatomische Untersuchung dieser Formen existiert, soweit ich sehen kann, nicht. Deshalb schien es von Interesse, die innere Struktur dieser Formen etwas eingehender zu behandeln, insbesondere zu verfolgen, in welcher Weise und nach welcher Gesetzmäßigkeit der Fortschritt der Gewebedifferenzierung innerhalb der Blattreihe sich vollzieht. Als besonderer Gesichtspunkt kam hierbei noch in Betracht, inwieweit sich beim Verfolg dieser Blätter sproßaufwärts etwa Beziehungen zwischen den einzelnen Gewebearten unter sich sowie zwischen dem inneren Bau und den äußeren Eigenschaften ergeben. Fernerhin galt es festzustellen, wie sich die Übergangsblätter in bezug auf gesetzmäßige Veränderungen bestimmter anatomischer Merkmale verhalten, wie sie neuerdings Nordhausen in Parallele zu den äußeren Formunterschieden beim Verfolg der Laubblattreihe von der Sproßspitze bis zur Basis fand, beispielsweise derart, daß bei bestimmten Laubsprossen der wellenförmige Verlauf der von der Fläche gesehenen radialen Epidermiswände sich graduell verstärkt. Lassen sich diese Gesetzmäßigkeiten weiterhin auch in der Zone der Zwischenformen verfolgen? Haben wir bei den jüngsten Knospenschuppen beginnend, eine kontinuierliche Reihe fortschreitender Umbildung der Struktur vor uns? Eigentlich sollte dies in Analogie zu den morphologischen Verhältnissen ohne weiteres erwartet werden. Tatsächlich ist dies durchaus nicht immer der Fall: nach der angeführten Gesetzmäßigkeit z. B. müßten die jüngsten Schuppen den stärksten Grad der Epidermiswellung aufweisen, während im Gegenteil ihre Epidermiswände vollkommen glatt verlaufen.

Im Prinzip haben ähnliche Fragen, wie sie soeben für die Blattgebilde der basalen Sproßpartien entwickelt wurden, auch Geltung für bestimmte hochblattartige Formen der oberen Achsenregion. Deshalb wurden auch diese in den Bereich der Untersuchungen gezogen.

I. Teil.

Vergleichende Untersuchungen an Laub- und Blütenknospen.

Die Bauverhältnisse der Knospenhülle sind in ihren wesentlichen Zügen hinreichend bekannt, es ist daher überflüssig, an dieser Stelle näher auf sie einzugehen. Die einzelnen Schuppen bestehen aus wenig differenziertem Gewebe mit einer meist derb ausgebildeten Epidermis und werden nur von primitiven Leitbündeln durchzogen. Genauere

Arbeiten über das Bild der Knospenhülle als Ganzen, Zahl, Anordnung, äußere Beschaffenheit und morphologischen Charakter der sie aufbauenden Einzelschuppen bei den einzelnen Gewächsen haben Henry, Feist, Goebel, Lubbock u. a. geliefert; sorgfältige Untersuchungen an dem inneren Bau der Tegmente haben Mikosch, Cadura, C. G. R. Schumann, Grüß u. a. ausgeführt.

Gegenstand der folgenden Untersuchung waren die Pflanzen: Salix Caprea, Ulmus effusa Willd., Magnolia speciosa, Hamamelis virginiana, Fothergilla involucrata, Fothergilla Gardeni, Parottia persica, Prunus avium, Daphne Mezereum, Cornus mas, sämtlich Pflanzen, die als Frühblüher, zum Teil als Winterblüher, bekannt sind. Die Knospen wurden durchweg in frischem Zustande während der Winterperiode untersucht, während welcher sie ja nur geringes Wachstum zeigen, zur Ergänzung und zum Vergleich in einigen Fällen auch im austreibenden Zustande.

1. Salix Caprea.

Die Hülle der Laub- und Blütenknospen wird von zwei transversal stehenden, reduzierten Blättern gebildet, die miteinander zu einer derben Kapuze von gelbbrauner Farbe verwachsen sind. Die Blütenknospe unterscheidet sich von der Laubknospe äußerlich durch ihren größeren Umfang. Dementsprechend sind auch ihre Hüllblätter größer als die der Laubknospe, jedoch von gleicher Dicke wie diese. Mit der größeren Breite der Blütentegmente korrespondierend erscheinen ihre Grundgewebezellen in der Querrichtung ein wenig mehr gestreckt als die der Laubtegmente. Alle ihre Zellen sind tot und enthalten braunen Inhalt, während in den Schuppen der Laubknospe allgemein die Desorganisation der Zellinhalte nicht so weit fortgeschritten und eine Bräunung der Zellinhalte nur in den Leitbündeln wahrzunehmen ist.

Die Luftspalten, die alle Knospenschuppen parallel zur Außenfläche durchsetzen, sind mit Kalziumoxalatdrusen angefüllt. Bemerkenswert ist hierbei, daß auf die Blattflächeneinheit beim Laubtegment dreimal so viel Drusen wie beim Blütentegment entfallen.

2. Ulmus effusa Willd.

Die Laubknospen sind spitz, die Blütenknospen hingegen rundlich und zugleich umfangreicher als jene. Die Tegmente beider Knospenarten unterscheiden sich nicht hinsichtlich ihrer Zahl, und auch ihre Größe, die mit der Insertionshöhe beträchtlich zunimmt, ist bei entsprechenden Tegmenten etwa gleich. Sie stellen Stipeln dar, von denen

die untersten 9—10 Paare verwachsen und zweizeilig angeordnet sind. Die obersten Tegmente zerfallen dann in ihre Stipelpaare, wodurch ihre zweizeilige Anordnung aufgehoben wird; zugleich hiermit treten in der Laubknospe die ersten Laubblattanlagen auf, während sich Blüten bereits in der Achsel des sechsten bis achten Blütentegments vorfinden.

Hinsichtlich ihrer Struktur zeigen die inneren Laub- und Blütentegmente einen bemerkenswerten Unterschied. Bei beiden Knospenarten sind zunächst die äußeren Schuppen in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt und derb; bei der vierten oder fünften Schuppe tritt dann am Grunde eine hellere, zarte Zone auf, die um so größer ist, je höher die Schuppe inseriert ist, bis schließlich die letzten Schuppen auch an der Spitze kaum noch gebräunt erscheinen. Während nun die unverholzte Basalzone der inneren Laubtegmente relativ groß und saftig bleibt, zeigt sie bei den entsprechenden Blütentegmenten geringere Ausdehnung und ist mehr oder weniger vertrocknet. Vergleicht man beispielsweise die neunte Schuppe der Laubknospe mit dem neunten Blütentegment, so zeigt sich jene Schuppe in ihrer ganzen Ausdehnung ausgesprochen grün und saftig, während das Blütentegment oberhalb des bräunlichgrünen, basalen Teils einen breiten, verholzten Rand aufweist, der bis zur Mitte der Schuppe reicht.

Diese im Laufe des Winters festgestellten Unterschiede bedingen nun auch das verschiedene Verhalten beider Knospenarten beim Austreiben. Während die Laubtegmente vermöge der lebend erhaltenen grünen Basalzone nachwachsen und den jungen Sproß eine Zeitlang schützen, werden die Blütentegmente, bei denen ein Nachwachsen nicht stattfindet, durch die schwellenden Blütensprosse mechanisch nach außen gedrängt und abgebogen.

3. Magnolia speciosa.

Die endständigen Blütenknospen unterscheiden sich auf den ersten Blick durch ihren viel größeren Umfang von den Laubknospen. Als Knospendecke fungiert bei beiden Knospenarten eine einfache, ringsum geschlossene, sackförmige Hülle, die vollständig mit einem filzigen Haarkleid bedeckt ist. Ihrem morphologischen Charakter nach besteht diese Hülle in der Hauptsache aus den Nebenblättern eines Laubblattes, dessen Abbruchsnarbe man an der Knospenhülle auf einem verdickten Mittelstrange findet.

Mit dem größeren Umfang der Blütenknospe verbindet sich eine voluminösere Bauart ihrer Hülle. Dies tritt einmal schon darin zutage, daß die Blütenknospenhülle etwa anderthalbmal so dick wie die Hülle

der Laubknospe ist, beide an entsprechenden Stellen gemessen. Dann auch darin, daß auf den Blütenhüllen die Haare länger und von größerem Lumen als auf den Laubknospenhüllen sind. Bei beiden Knospenarten sind die Haare übrigens verholzt und ihre Zellinhalte abgestorben. Im Gegensatz zu der voluminösen Bauart der Blütenhülle besitzt die Laubknospenhülle eine gedrungene, feste Struktur. Dies zeigt sich im Querschnitt recht deutlich, wenn man die Außenseite der Knospenhüllen ins Auge faßt: in der Laubknospenhülle zeichnen sich die subepidermalen Zellschichten der Außenseite durch verdickte Wände und kleine Lumina aus, wohingegen die entsprechenden Zelllagen der Blütenhülle nur unverdickte Wände und relativ große Zelllumina aufweisen. Auch auf der Innenseite bemerkt man einen Strukturunterschied, der, allerdings weniger deutlich, den festeren Bau der Laubknospenhülle vor Augen führt. Allein am deutlichsten prägen sich sie Baueigentümlichkeiten in der Ausbildung, Zahl und Verteilung der Spikularzellen aus, die in Gestalt stark verholzter, verzweigter Sklerenchymzellen das Mesophyll durchsetzen. Diese sind in der Laubknospenhülle durchweg dickwandiger und englumiger, und ihre Zahl, auf die Flächeneinheit des Querschnittes bezogen, ist hier merklich größer. Sie liegen in der Laubknospenhülle meist zu mehreren in Nestern zusammen, wohingegen sie in der Blütenknospendecke zum größeren Teil vereinzelt angetroffen werden. Ich möchte nicht unerwähnt lassen, daß sich Unterschiede auch finden in bezug auf die Zahl der einzelligen Sekretschläuche, die im Grundgewebe eingebettet sind; diese sind nämlich in der Laubknospenhülle erheblich zahlreicher: ihre Zahl in der Laubknospenhülle verhält sich zu der in der Blütenknospenhülle wie 70 zu 45.

Bei Magnolia Campbelli (Laubknospe), M. Kobus, M. acuminata, M. tripetala beobachtete ich im Winter an mehreren Knospen, daß die alte Hülle abgeworfen wurde, so daß der Knospenschutz auf die nächste Hülle überging. Ich lasse die Frage offen, ob das Abwerfen als normal zu bezeichnen ist.

4. Hamamelis virginiana.

Die Blütenknospen haben etwa kugelige Form, die Laubknospen hingegen sind seitlich zusammengedrückt und schmal, und auffälligerweise im Ganzen etwas größer als jene. Während die Blütenknospe von einer Hülle lebender, typisch ausgebildeter kleiner Tegmente umgeben ist, bieten der Laubknospe die beiden abgestorbenen, kaum tegmentartig modifizierten Nebenblättchen des ältesten in der Knospe angelegten Laubblattes nur in unvollkommener Weise Schutz. Dieser

wird jedoch erhöht durch den dichten Filz brauner Büschelhaare, der die Laubknospe vollständig überzieht und dem gegenüber das Haarkleid der Blütentegmente nur dürftig erscheint. Dem morphologischen Charakter nach darf man übrigens wahrscheinlich auch die Blütentegmente als Nebenblätter — allerdings ohne Spreitenteil — auffassen, da häufig je zwei am Grunde zusammenhängen.

Das parenchymatische, wenig verdickte Grundgewebe beider Tegmentarten weist einen bemerkenswerten Unterschied auf: im Laubtegment findet sich auf der Außen- oder Phloemseite eines jeden Leitbündels ein gut ausgebildeter, sichelförmiger Belag stark verdickter, faserig gestreckter, unverholzter Zellen, der im Blütentegment gänzlich fehlt. Auch bezüglich der Spaltöffnungen verhalten sich die Blütentegmente anders wie die Laubtegmente: auf jenen fehlen sie ganz, auf diesen treten sie unterseits ziemlich zahlreich auf.

5. Parottia persica.

Während die Blütenknospe groß und gerundet ist, erscheint die Laubknospe ziemlich klein, gestreckt und seitlich zusammengedrückt (Fig. 1). Der letzteren legen sich, wie bei Hamamelis, die vertrockneten Nebenblättchen des ältesten Laubblattes beiderseits an, den wirksameren Knospenschutz bewirkt auch hier der filzige Überzug brauner Büschelhaare, der die ganze Laubknospe bedeckt. Die Blütenknospenhülle dagegen wird in vollkommenerer Weise aus mehreren Schuppen gebildet, von denen die oberen zugleich als Blütentragblätter fungieren. Die Tegmente sind hier viel größer und kräftiger als bei der Laubknospe, schon ihre Dicke ist anderthalbmal so groß wie die der Laubtegmente. dabei sind sie lebend und elastisch, während jene abgestorben, spröde und hinfällig sind. In eigentümlicher Weise weichen beide Tegmentarten in Bezug auf Anordnung und Größe der Haare voneinander ab. Während die beiden Laubtegmente beiderseits dicht mit Büschelhaaren besetzt sind, tragen die Blütentegmente solche fast nur auf der Außenseite, zuweilen auch auf der Innenseite ganz zerstreut an der Spitzenregion. Auffallender noch ist deren Form- und Größenunterschied: die die Büschelhaare zusammensetzenden Einzelhaare sind

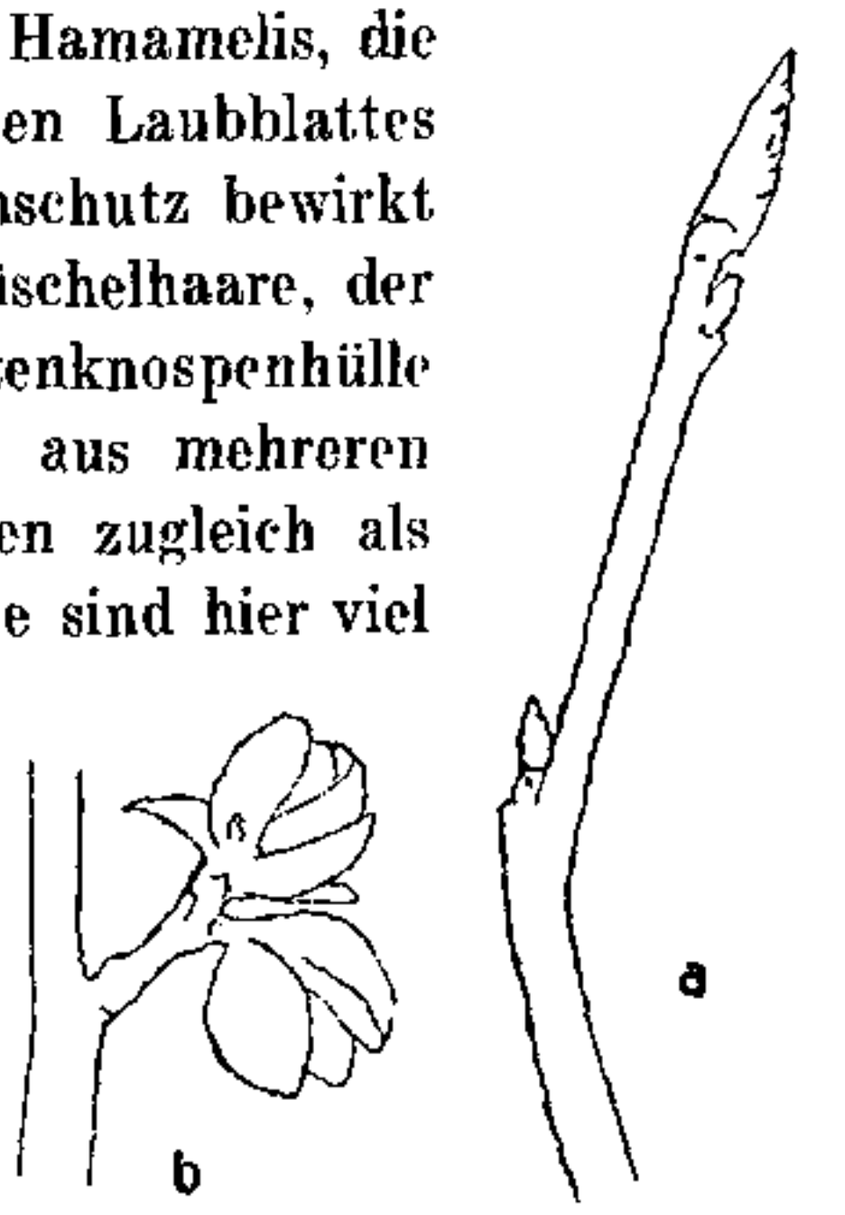


Fig. 1. Parottia persica. a Laubknospen, b Blütenstandsknospen. Etwas über natürliche Größe

nämlich auf den Blütentegmenten etwa 20mal so lang wie auf den Laubtegmenten; dabei ist das Lumen der Haare auf den Blütentegmenten schmaler (Fig. 2).

Das Grundgewebe beider Tegmentarten ist ein schwach verdicktes Parenchym. Spaltöffnungen wurden auf beiden nicht gefunden.

6. Fothergilla.

F. involucrata. Die schmalen Laubknospen sind bedeutend kleiner als die am Ende seitlicher Kurztriebe stehenden eiförmigen Blütenknospen. Auch bei Fothergilla besteht, wie bei Hamamelis, die Blatthülle der Laubknospen nur aus zwei hinfälligen Nebenblättchen zu beiden Seiten der Knospe, und auch hier wird der Hauptschutz durch den filzigen Haarüberzug der Knospe bewirkt. Die Tegmente der Blütenknospe werden von den Stipeln der normalen Laubblätter gebildet, die in der Blütenknospe am Grunde des Blütenstandes eingeschlossen sind; sobald die Stipeln des untersten Laubblattes abfallen, wird ihre Funktion von den Nebenblättern des nächsten, gegenüberstehenden Laubblattes übernommen. Der Unterschied beider Tegmentarten ist wesentlich ein quantitativer, indem die Blütentegmente durchweg größer und um eine Zellage dicker als die Laubtegmente sind.

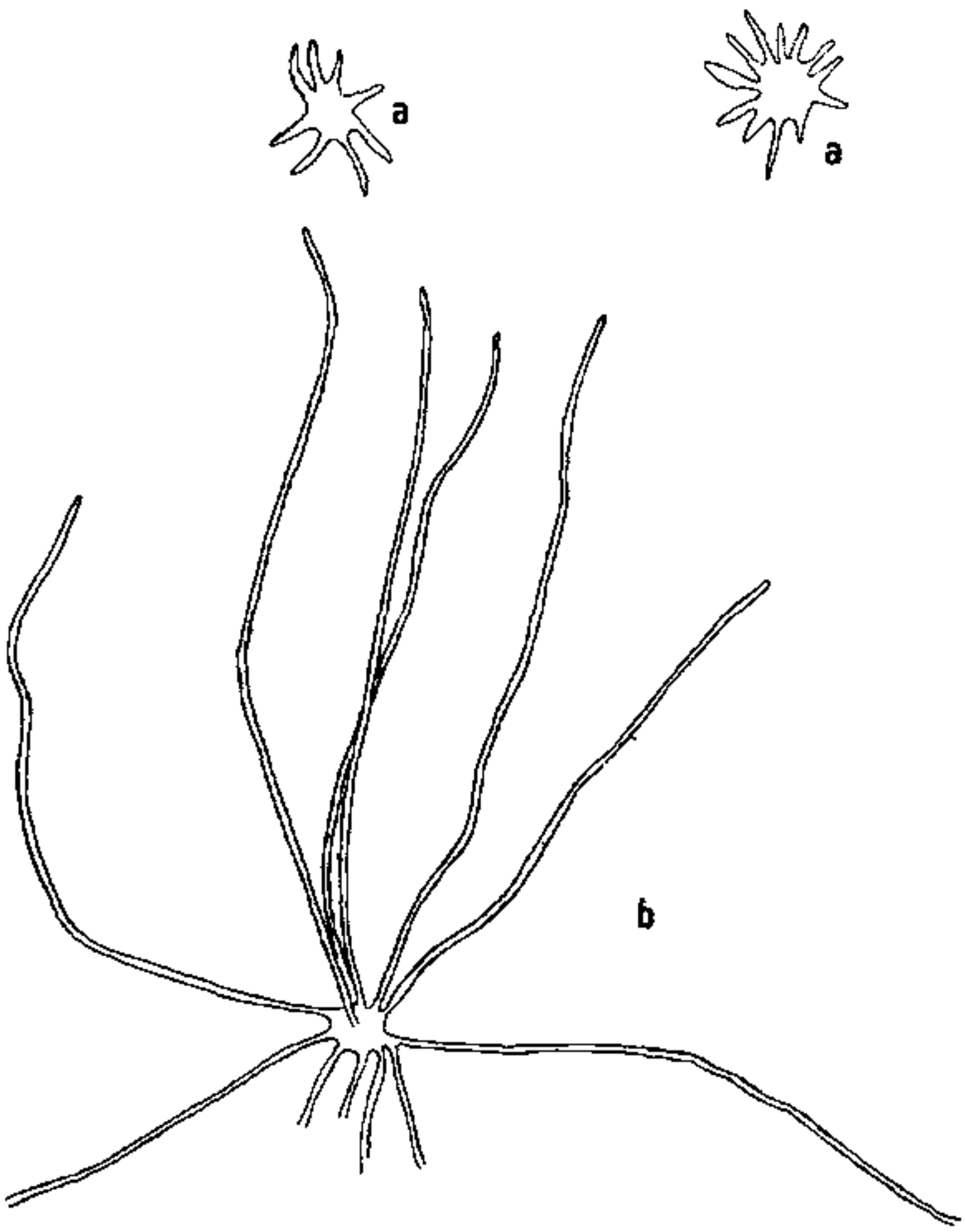


Fig. 2. Parottia persica. a a Büschelhaare von einem „Laubtegment", b Büschelhaare von einem „Blütentegment". Vergr. $100/_1$.

Die Gewebe der Laub- und Blütentegmente sind am Tegmentgrunde grün und lebend, in den oberen Teilen rotbraun und abgestorben, ohne daß die Zellwände verholzt oder verkorkt sind. Spaltöffnungen treten bei beiden ganz vereinzelt auf der Außenseite auf.

F. Gardeni. Die Bauverhältnisse der Knospenhüllen gleichen im allgemeinen denen von F. involucrata. Während indessen bei jener Pflanze zu jedem die Blütenknospe deckenden Stipelpaar eine normale Laubblattspreite vorhanden ist, erscheint diese hier bei den beiden untersten Stipeln nicht größer als diese selbst und abgestorben, bei den folgenden Stipelpaaren fehlt sie überhaupt.

7. Prunus avium.

Die Laub- und Blütenknospen unterscheiden sich sowohl hinsichtlich ihrer Form als auch ihrer Größe: jene sind spitz, diese abgerundet und größer als jene. Im Gegensatz zu K. Schumann, der (pag. 42) die Laub- und Blütenknospen sorgfältig beschrieben hat, fand ich stets die Zahl der Blütentegmente erheblich größer als die der Laubtegmente. So zählte ich, von geringen Unterschieden in der Qualität der Hüllblätter absehend, im Januar an den Blütenknospen etwa 23, an den Laubknospen etwa 13 Tegmente, und im Frühjahr, kurz nach dem Öffnen der Knospe, an jenen 18—21, an diesen etwa 9.

Bei den Blütenknospen finden sich auf der Innenseite der letzten sieben Schuppen zahlreiche lange, verfilzte Haare, während auf der Innenseite der Laubtegmente die Haare nur kurz und wenig zahlreich sind. Bemerkenswerterweise ist die basale grüne Zone bei den Laubtegmenten besser erhalten als bei den entsprechenden Blütentegmenten. Einmal ist sie bei jenen größer; dann zeigen bei den Laubtegmenten die Gewebe der grünen Grundzone, besonders die mittleren Mesophyllschichten, im Querschnitt stets ein frischeres und intensiveres Grün.

Wie schon K. Schumann bemerkt, verhalten sich die innersten Tegmente recht verschieden, indem sie in den Blütenknospen Übergangsformen zu den Hochblättern, in den Laubknospen Übergangsformen zu den Laubblättern bilden. Die Übergangsformen zu den Hochblättern weichen in Gestalt und Nervatur stark von den tieferen Tegmenten ab und erinnern durchaus an reduzierte Laubblätter. Die Übergangsformen zum Laubblatt zeigen oberhalb des relativ großen Scheidenteils die charakteristischen Stipelzipfel, zwischen denen sich ein kleines, mehr oder weniger ausgebildetes Laubblatt erhebt.

8. Daphne Mezereum.

Die Blütenknospen lassen sich äußerlich leicht von den Laubknospen unterscheiden: jene sind stets seitenständig und abgestumpft und viel umfangreicher als die zum Teil endständigen, schmalen und spitzen Laubknospen. Die der Laubblattlamina homologen Tegmente sind bei den Blütenknospen, entsprechend dem größeren Umfange derselben, durchweg breiter als bei den Laubknospen, dagegen ist ihre Zahl merkwürdigerweise bei jenen nur etwa halb so groß wie bei diesen.

Wie bei Ulmus effusa Willd. verdient das Größen- oder Ausdehnungsverhältnis der verholzten, derben Tegmentpartien zu den frisch grünen oder häutigen, basalen Teilen bei beiden Knospenarten besondere Aufmerksamkeit. Die Verholzung der Tegmente, die übrigens bei beiden Knospenarten während des Winters fortschreitet, nimmt in der Laubknospenhülle größere Ausdehnung an als in der Hülle der Blütenknospe. In jener sind nämlich von den etwa 14 Tegmenten die sechs bis acht äußeren in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt, bei den übrigen ist die verholzte Partie um so kleiner, je höher die Schuppe inseriert ist und schließlich auf die Spitze reduziert. Von den 4—6 Blütentegmenten sind nur die äußeren in ihrer ganzen Ausdehnung verholzt, die übrigen haben nur einen ziemlich breiten verholzten Rand. Während aber bei diesen die unverholzte basale Partie hellbraun und trockenhäutig ist, erscheint sie bei den Laubtegmenten frisch und grün und lebend.

Vergleicht man im Querschnitt die basale Zone eines Laubtegmentes mit der eines Blütentegmentes, so erweist sich das Grundgewebe in beiden Fällen als ein unverholztes, wenig verdicktes Parenchym; während jedoch beim Laubtegment die Zellen turgeszent und grün sind, erscheinen sie beim Blütentegment kollabiert, von gelbbraunem Inhalt angefüllt und offenbar nicht mehr teilungsfähig. Hiermit hängt es zusammen, daß die grüne Zone der Laubtegmente merklich dicker ist als die entsprechende häutige Zone der Blütentegmente.

Während ihrer Entfaltung zeigen beide Knospenarten das gleiche Verhalten wie bei Ulmus effusa Willd.: nur die Laubtegmente wachsen am Grunde nach, die Blütentegmente werden durch die schwellenden Blüten nach außen gebogen und fallen alsdann sehr bald ab.

9. Cornus mas.

Laub- und Blütenknospe unterscheiden sich schon äußerlich sehr merklich: die Laubknospe ist spitz und schmal, die Blütenknospe kugelig und umfangreicher als jene. Während die Laubknospen von zwei übrigens stets gegenständigen, am Grunde verwachsenen Schuppen bedeckt

sind, besitzen die Blütenknospen eine wechselnde Zahl von Tegmenten; meist treten vier, seltener drei oder zwei Schuppenpaare auf. Schon hinsichtlich ihrer Form lassen sich die Tegmente unter zwei Typen gruppieren. Zu dem einen Typus, der durch schmale, kleine, aus breiter Basis spitz zulaufende Gestalt charakterisiert ist, zählen die Laubtegmente und außerdem die unterhalb der letzten vier Blütentegmente auftretenden Schuppen[1]); der andere Tegmenttypus ist durch elliptische bis rundliche, viel größere Form ausgezeichnet und findet sich ausschließlich bei den letzten vier Tegmenten der Blütenknospe. An der Spitze von Tegmenten der ersten Art findet man zuweilen deutlich eine verkümmerte Lamina, so daß diese Tegmente als dem Blattgrunde homologe Gebilde angesehen werden müssen. Ich möchte dies besonders hervorheben, weil Henry und Mikosch ihnen laminaren Charakter zuschreiben, wie er allerdings den Tegmenten von Cornus sanguinea auch nach meinen Beobachtungen zukommt. Beiläufig sei noch bemerkt, daß ich in den Fällen, wo die Blütenknospenhülle aus vier Schuppenpaaren besteht, in den Achseln des zweiten Schuppenpaares stets sehr kleine Sproßvegetationspunkte mit zwei Blattanlagen fand.

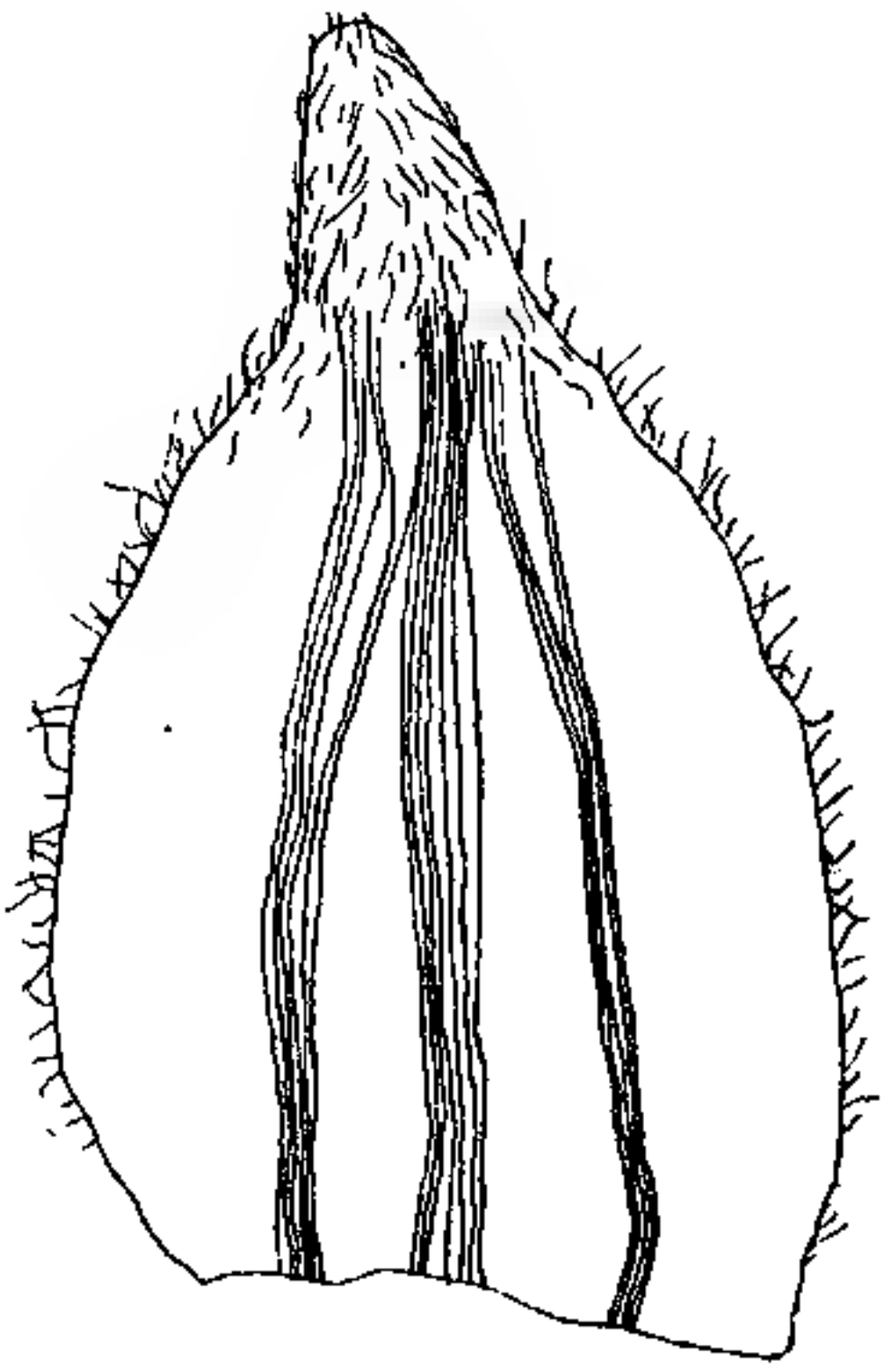


Fig. 3. Cornus mas. 2. Schuppe einer von vier Tegmentpaaren gedeckten Blütenknospe. Vergr. 50.

Deutliche Unterschiede zeigen beide Tegmentgruppen hinsichtlich der Nervatur (Fig. 3 und 4). Die als kleiner und schmaler charakterisierten Tegmente weisen drei unverzweigte, symmetrisch angeordnete, nach der wulstigen Blattspitze zu konvergierende und sich in ihr vereinigende starke Nervenstränge auf, wohingegen der größere, elliptische Tegmenttypus eine höhere Zahl bogig verlaufender, schmälerer Nerven besitzt, die reichlich sich noch weiterhin verzweigende Seitennerven abgeben, ohne daß diese im allgemeinen miteinander anastomosieren. Man könnte bei dieser Beschaffenheit

1) Wo die Blütenknospe durch nicht mehr als vier Schuppen gedeckt ist, fehlen diese.

der Nervatur geneigt sein, den letzten vier Blütentegmenten laminaren Charakter zuzuschreiben, wenn es eben nicht bedenklich wäre, die morphologische Wertbestimmung eines Organs auf seine anatomischen Eigenschaften zu gründen. Man wird die Verschiedenheit des Leit-

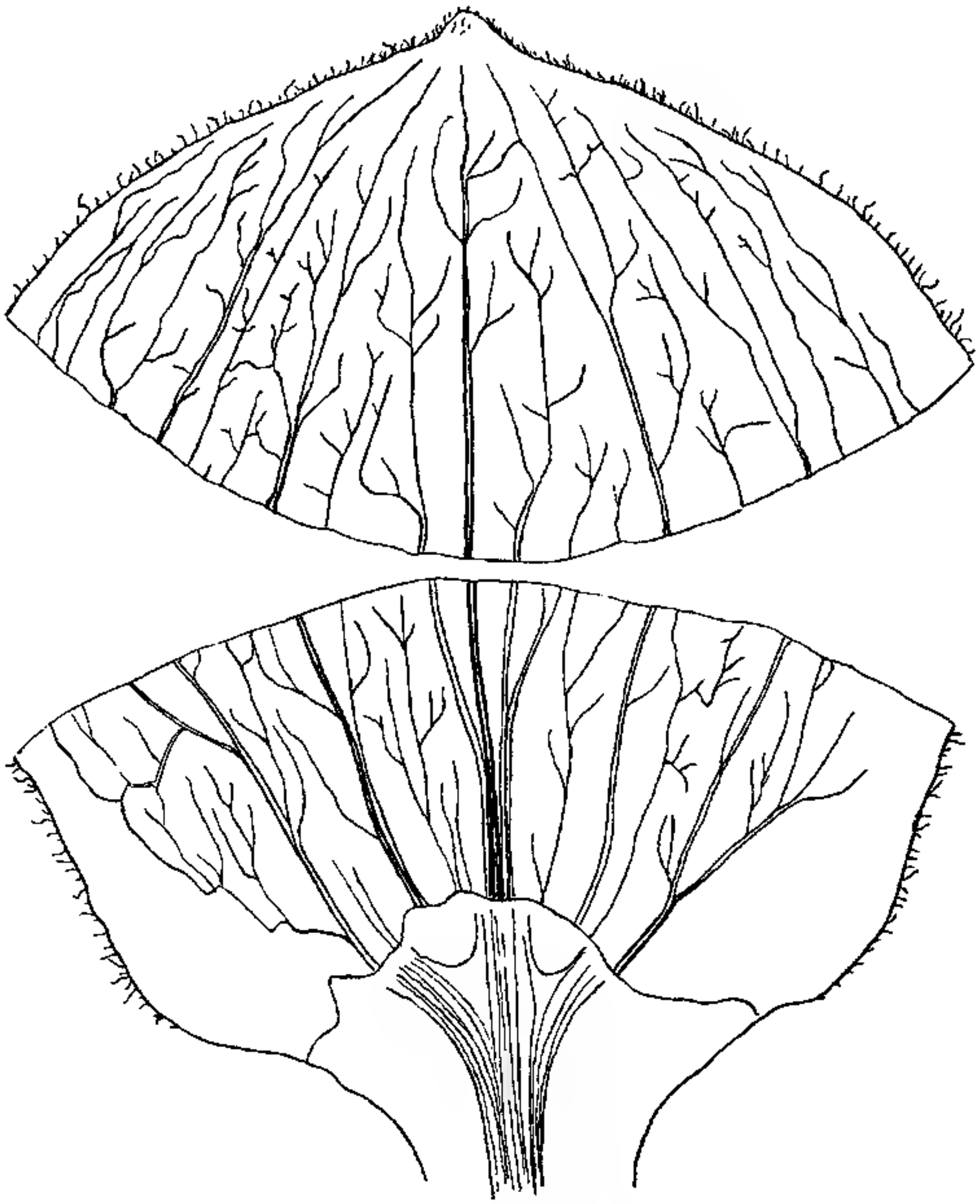


Fig. 4. Cornus mas. 3. Schuppe einer von vier Tegmentpaaren gedeckten Blütenknospe. Vergr. 50 $_1$.

bündelverlaufs eher zu der Blattgröße und zu der damit wachsenden funktionellen Inanspruchnahme in Beziehung setzen dürfen.

Die anatomischen Unterschiede sind im übrigen geringfügig. Das Gewebe bleibt dauernd in lebendem Zustande und ist grün. Chloroplasten habe ich hier wie bei anderen Knospenschuppen nicht scharf erkennen können. Auf der Außenseite finden sich vereinzelt Spalt-

öffnungen vor. Bemerkenswert ist, daß die Tegmente des größeren Typus reicher an Kristalldrusen sind.

Zusammenfassung.

Ich fasse die allgemeinen Ergebnisse der Untersuchungen kurz zusammen und füge dabei noch einzelne Beobachtungen ein.

Ganz allgemein zeigen die Laubknospen bei den untersuchten Pflanzen geringere Größe als die Blütenknospen. Dies Verhältnis gilt auch für die meisten anderen nicht weiter untersuchten Holzpflanzen, die im Winter Laub- und Blütenknospen tragen, z. B. Pyrus communis, Corylopsis spicata, Jasminum nudiflorum, für alle Arten von Salix und Magnolia und für viele Rhododendron-Arten. Nur bei Hamamelis virginiana, als einzigen Ausnahme, erscheinen die Blütenknospen als die kleineren.

Beim Vergleich der Form beider Knospenarten erscheinen die Laubknospen schmal und zugespitzt, die Blütenknospen dick und rundlich — jedenfalls stets dann, wenn diese einen Blütenstand einschließen. Beide Knospenformen deuten so die Tracht des künftigen Sprosses bereits an: überall, wo bei den untersuchten Frühblühern ein Blütenstand von einer Knospenhülle umgeben ist, hat dieser späterhin, im Gegensatz zum gestreckten Laubsproß, eine gestauchte Achse und breit ausladende Form. Eine nähere Betrachtung der Blütenstände ergibt, daß es sich immer um wenig umfangreiche köpfchenförmige Blütenstände handelt. Demnach suchen es offenbar die frühblühenden Gewächse im allgemeinen zu vermeiden, eine lange saftige Blütenstandsachse auszubilden, deren Festigkeit durch den Turgor bedingt wird und daher bei niederen Temperaturen versagen könnte.

Mit dem größeren Umfang der Blütenknospe steht im Zusammenhang, daß sehr oft die Zahl ihrer Tegmente größer als die der Laubknospe ist. Dies kann soweit gehen, daß sie etwa doppelt so viel Schuppen wie jene trägt (Prunus avium, Forsythia). Andere Pflanzen hingegen tragen den größeren Umfang der Blütenknospe durch gesteigerte Größe ihrer Tegmente Rechnung, wofür Magnolia ein deutliches Beispiel liefert.

In anatomischer Hinsicht zeigt sich, daß die Blütentegmente den Laubtegmenten quantitativ, besonders bezüglich der Dicke überlegen sein können, daß aber in anderen Fällen auch qualitative Unterschiede auftreten. Beispielsweise fehlen bei Hamamelis die Spaltöffnungen auf den Blütentegmenten, während sie auf der Außen-

seite der Laubtegmente ziemlich zahlreich sind; zugleich weisen diese auf der Phloemseite der Leitbündel einen sichelförmigen Belag stark verdickter, gestreckter Zellen auf, der sich in den Blütentegmenten nicht vorfindet. Ein recht verschiedener Verlauf der Nervatur findet sich in den Laub- und Blütentegmenten von Cornus mas (Fig. 3 und 4). Ferner sind z. B. die Haare auf den Blütentegmenten von Parottia persica (Fig. 2) und Prunus avium anders gestaltet, vor allem viel länger und zahlreicher als auf den Laubtegmenten. Wenn so einige Pflanzen größere Dicke oder bessere Behaarung gerade der Blütentegmente zeigen, läßt sich doch in bezug auf die übrigen anatomischen Unterschiede eine bestimmte Gesetzmäßigkeit nicht feststellen. Schließlich möchte ich noch die Unterschiede hervorheben, welche die unverholzte Basalzone beider Tegmentarten oft zeigt. Diese bleibt nämlich bei den inneren Laubtegmenten häufig bis zum Knospenbruch in mehr oder minder großer Ausdehnung grün und wachstumsfähig, während sie bei den Blütentegmenten mehr oder weniger vertrocknet.

Ausgehend von der Anschauung, daß die Blütenteile besonders empfindlich seien, wird man zu der Annahme geneigt sein, daß die Blütenknospenhülle vermöge ihres Baues größeren Schutz gewähre als die Hülle der Laubknospe. Dies ergibt sich auch in der Tat für eine Reihe untersuchter Pflanzen, wenn man die besonderen Bauverhältnisse beider Knospenarten, d. h. Zahl, Größe, Dicke und Behaarung ihrer Tegmente in ökologischer Hinsicht prüfend vergleicht. Inbetreff der übrigen Pflanzen hingegen kommt man zu dem Urteil, daß die größere Zahl, oder die größere Breite bzw. Dicke der Blütentegmente eben nur dem größeren Umfang der Blütenknospe entspricht. Wenn nun in dem einen Fall die Zahl, in dem anderen die Größe der Blütentegmente gesteigert erscheint, so sind mit diesen beiden typischen Mitteln offenbar verschiedene Zwecke verknüpft. Trägt die Pflanze dem größeren Umfang der Blütenknospe durch höhere Zahl der Blütentegmente Rechnung, so wird hierdurch der Hülle das Vermögen erteilt, die Gesamtform leichter zu ändern und sich der Gestaltsveränderung des Knospeninhalts beim beginnenden Frühjahrswachstum besser anzupassen. Wird dagegen unter Aufwendung der gleichen Materialmenge der andere Modus verwirklicht, dem größeren Umfang der Blütenknospe entsprechend die Tegmentgröße zu steigern, so wird vielleicht der Vorteil eines mehr lückenlosen Abschlusses der Knospe erreicht. Eine zeitlich länger hinausgedehnte Formanpassung der Hülle an den Knospeninhalt durch Nachwachsen der wachstumsfähig erhaltenen Grundzone der inneren Tegmente zeigen bei vielen Pflanzen

(Daphne, Ulmus, Prunus avium, Prunus cerasifera, Prunus Sieboldi) nur die Laubknospen.

II. Teil.

Über die Strukturänderungen des Laubblattes in seinen Übergangsformen zu den Knospenschuppen und Hochblättern.

Wie schon aus der Überschrift und auch aus der Einleitung hervorgeht, handelt es sich um zwei Gruppen von Untersuchungsobjekten: es sollen einerseits die Übergangsstadien von den Knospenschuppen zu den Laubblättern, andererseits oberhalb der Laubblattregion auftretende hochblattartige Gebilde ihrem inneren Bau nach untereinander und mit den Laubblättern verglichen werden. Hierzu ist noch eine genauere Präzisierung und Abgrenzung beider Blattgruppen gegen die übrigen Blattgebilde erforderlich. Unter den Übergangsformen zwischen den Knospenschuppen und Laubblättern sind diejenigen Blattgebilde verstanden, die einerseits, im Gegensatz zu den eigentlichen Tegmenten, während der Winterperiode vollkommen in der Knospenhülle eingeschlossen waren, andererseits in ihrer vollen Ausbildung doch noch nicht alle charakteristischen Teile des Laubblattes, vor allem nicht dessen Größe aufweisen, im Gegenteil noch in ihren einzelnen Teilen Tegmentcharakter tragen können[1]).

Aus der Reihe der hochblattartigen Formen wurden nur die dauernd chlorophyllgrünen untersucht, Blattgebilde also, die vielleicht nicht zu den typischsten Hochblättern zu rechnen sind, die sich jedoch sowohl durch Größe und Form als auch dadurch, daß sie Tragblätter von Blüten oder Teilblütenständen darstellen, als solche charakterisieren; auch sie stammen von Holzpflanzen.

Von vornherein war selbstverständlich die Forderung zu beachten, daß Blattformen, um miteinander vergleichbar zu sein, denselben morphologischen Charakter besitzen müssen. Da es nun darauf ankam, die besagten Blattformen nicht nur untereinander, sondern auch mit der Laubblattspreite zu vergleichen, so galt für die Auswahl der zu untersuchenden Arten das Prinzip, daß die Übergangsformen an der

---

1) Auch die so definierten Übergangsblätter können mit einem gewissen Recht als Tegmente bezeichnet werden, da auch sie zum Schutz der ruhenden Knospe beitragen, so daß eine scharfe Grenze gegen die eigentlichen Tegmente nicht zu ziehen ist. Da die Struktur dieser Übergangsblätter, besonders der unteren, oft nur aus der der Tegmente verstanden werden kann, wurden auch diese stets in den Bereich der Untersuchung gezogen.

Sproßbasis und ebenso die Hochblattformen der Laubblattspreite homolog sein müssen. In zwei Fällen (Rubus, Rosa) wurden zur Untersuchung auch solche Hochblätter herangezogen, die zwar in ihrer geringeren oder größeren Ausdehnung Scheidencharakter tragen, die aber an der Spitze einen mehr oder minder großen Spreitenteil aufweisen, der dann allein zum Vergleich diente.

Da ich es nicht als meine Aufgabe betrachte, die anatomischen Verhältnisse der zahlreichen Einzelblattypen rein deskriptiv zu schildern, sondern vielmehr den Hauptwert darauf lege, die Strukturveränderungen innerhalb ganzer Blattreihen zu verfolgen, so gebe ich zur Vermeidung unnötiger Breite nicht die Menge der einzelnen Beobachtungsdaten wieder, die naturgemäß zur Konstatierung jener Strukturänderungen notwendig waren, sondern beschränke mich auf eine zusammenfassende Darstellung, die noch dadurch erleichtert wird, daß das Verhalten der Pflanzen ziemlich übereinstimmt.

Morphologisches.

Zum Verständnis des folgenden ist es vorteilhaft, sich die morphologischen Verhältnisse der Übergangsblätter an der Sproßbasis und der hochblattartigen Gebilde zu vergegenwärtigen. Wir gehen aus von den Knospenschuppen, die entsprechend ihrer Funktion meist um so kleiner, zugleich auch um so derber und fester erscheinen, je älter sie sind, und deren innere Struktur relativ zu der des Laubblattes ziemlich undifferenziert ist. Bei den weitaus meisten Pflanzen, deren Übergangsblätter an der Sproßbasis untersucht wurden, sind die Knospenschuppen von bräunlich grünem oder schmutzig grünem Ton, ihre Zellinhalte zeigen nicht jene rotbraune Färbung und Zusammenballung, wie sie für abgestorbene Gewebe charakteristisch sind. Nur die Tegmente von Forsythia suspensa und Salix pentandra sind braun und tot.

Die auf die Knospenschuppen folgenden Blattgebilde stellen, soweit sie vorhanden sind, nach Form und Größe allmählich fortschreitende Übergänge zu den Laubblättern dar (Fig. 5). Meist sitzen sie der Sproßachse mit breiter Basis auf, erst bei den jüngeren, größeren ist ein Stiel angedeutet. Hinsichtlich ihrer Konsistenz ist hervorzuheben, daß die unteren bisweilen eine ähnliche Textur wie die Tegmente aufweisen, während die oberen häufig recht zart erscheinen. Ihre Funktion ist geteilt: sie dienen einerseits den jüngeren Sproßteilen als Schutz, sowohl innerhalb der geschlossenen Knospe als auch noch während der Entwicklung des Sprosses, andererseits befähigt sie ihr Chlorophyllgehalt zur Assimilation. Sowie jedoch der eigentliche Assimilationsapparat in

Gestalt der Laubblätter entwickelt ist, im Laufe des Mai etwa, fallen sie meist ab.

Der Übergang zur Laubblattregion vollzieht sich bei den einzelnen Pflanzen verschieden schnell. Unter den untersuchten Pflanzen besitzen Salix pentandra und Diervillea sessilifolia nur wenig Übergangsblätter, zahlreicher, zu dreien bis vieren bzw. drei bis vier Paaren, finden sie sich bei Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Syringa vulgaris, Lonicera Ccaprifolium, Ilex integra, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare; recht viele Übergangsblätter schließlich finden sich an kräftigen Sprossen von Spiraea Billiardi.

In der Reihe der hochblattartigen Formen, die sich bei den untersuchten Pflanzen ohne sprunghafte Größenabnahme an die Laubblattzone anschließt, nimmt in der Regel die Blattgröße mit der Insertionshöhe allmählich ab, zugleich wird die Form einfacher, der Blattstiel wird kürzer und schwindet schließlich meistens, kurzum, es findet eine ähnliche Reduktion statt wie bei den Übergangsblättern an der Sproßbasis (Fig. 5). Diese Blattformen waren immer nur soweit Gegenstand der Untersuchung, als sie reichlich Blattgrün führen und also als durchaus assimilationsfähig gelten dürfen, wenn auch in geringerem Maße als das Laubblatt. Denn soweit erscheint auch ihre Funktionsgleichheit mit dem Laubblatt gewährleistet, die als eine Bedingung für die Vergleichbar-

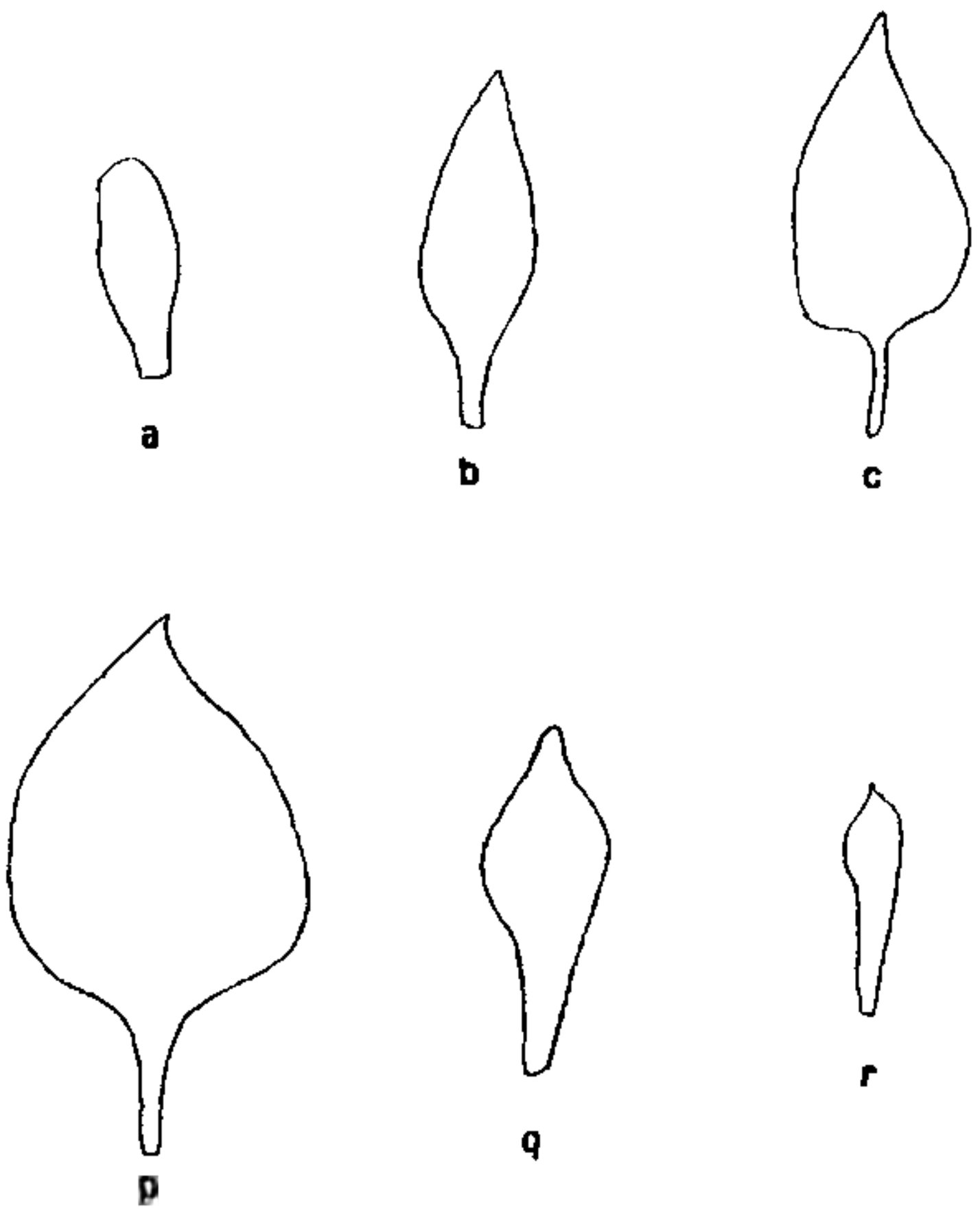


Fig. 5. Syringa vulgaris. a, b, c aufeinanderfolgende Übergangsblätter von der Basis eines Sprosses. p, q, r aufeinanderfolgende Hochblätter aus dem Blütenstand. Natürliche Größe.

keit der Blattstrukturen zu gelten hat. Neben der assimiliernden Tätigkeit fällt den hochblattartigen Formen als Hauptfunktion der Schutz der sich entwickelnden Blütensprosse zu.

Die untersuchten hochblattartigen Gebilde tragen in ihrer ganzen Ausdehnung Spreitencharakter bei Syringa vulgaris, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Syringa Emodi, Weigelia amabilis Carr. Daneben wurden noch die oberhalb der Laubblattregion stehenden Übergangsblätter zu den Knospenschuppen von Rhododendron praecox untersucht, Blattgebilde, die, da hauptsächlich Blütenknospen in Betracht kamen, im Folgenden zu den hochblattartigen Formen gestellt sind, die allerdings mit einigem Recht auch zu den Übergangsformen zwischen Knospenschuppen und Laubblättern gerechnet werden könnten; naturgemäß kamen auch diese nur soweit in Betracht, als sie noch in ihrer ganzen Ausdehnung Spreitencharakter trugen, was bei den oberen nicht mehr zutrifft.

In stärkerem Maße ist der Blattgrund bei Rubus plicatus an der Bildung der Hochblätter beteiligt, hier findet sich nur an der Spitze eine größere oder kleinere Lamina, die allein Gegenstand der Untersuchung war. Hier können weiterhin noch Rosa (Kulturform) und Mespilus germanica angeschlossen werden, deren mit Hochblättern innerlich verwandte Kelchzipfel hauptsächlich zur Beantwortung einer bestimmten Frage in den Bereich der Untersuchung gezogen wurden. Diese Kelchzipfel ordnen sich hinsichtlich ihrer Größe in die Blattstellungsschraubenlinie ein, derart, daß das letzte Kelchblatt das kleinste ist; sie tragen bei Mespilus vollständig Spreitencharakter, während sie bei Rosa wesentlich dem Blattgrunde entsprechen, dem eine unter Umständen recht große, scharf abgesetzte Lamina aufsitzt, die allein Gegenstand der Untersuchung war. —

Um im allgemeinen ein zusammenhängendes Bild von der Veränderung einer Blatteigenschaft längs des ganzen Sprosses zu gewinnen, erschien es praktisch, am Ende jedes Abschnitts die Gesetzmäßigkeiten, die sich innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen auffinden ließen, miteinander und mit denjenigen zu kombinieren, die Nordhausen und auch Schramm und Yapp beim Verfolg der Strukturveränderungen in der Laubblattreihe festgestellt haben. Hinsichtlich der Laubblattreihe konnten für diese Kombination naturgemäß nur die Angaben über periphere, somit einigermaßen hell belichtete Sprosse in Betracht kommen, denn nur solche setzen sich bei unsern Pflanzen in Blütenstände fort und bilden also oberhalb der Laubblattzone jene Hochblattformen aus.

Blattdicke.

Zur Orientierung darüber, in welchem Sinne sich innerhalb der Region der Knospenschuppen die Blattdicke ändert, wurde diese an dem Beispiel von Syringa vulgaris für alle Tegmentpaare vom ersten bis aufwärts zum letzten festgestellt. Wir erhalten für die einzelnen Tegmentpaare T, indem wir ihre Dicke in der Schuppenmitte messen, die Werte T(1) 800 μ, T(2) 640 μ, T(3) 580 μ, T(4) 575 μ und für das erste Übergangsblattpaar Ü(1) 470 μ (s. die Anmerkung). Die Blattdicke nimmt also mit der Insertionshöhe der Schuppen stark ab.

Tabelle I[1]).

	Syringa vulgaris	Chionanthus virginica	Salix pentandra	Forsythia suspensa
T (n)	457	140	178	62
Ü (1)	417	170	72	99
Ü (2)	214	131	123	155
Ü (3)	164	105		203
Ü (4)	—	—	—	249
L (1)	219	118	160	250

Wie die Tabelle I zeigt, setzt sich bei Syringa vulgaris diese Dickenabnahme in die Region der Übergangsblätter hinein fort bis zum letzten (dritten) Übergangsblatt, während das erste Laubblatt wieder erheblich dicker wird. Auch bei Chionanthus virginica und Salix pentandra liegt an der Sproßbasis das Minimum der Blattdicke innerhalb der Zone der Übergangsblätter: bei jener Pflanze zeigt das letzte (dritte), bei dieser das erste Übergangsblatt ein Minimum der Blattdicke. Etwas anders verhält sich Forsythia susponsa, indem hier die Blattdicke vom letzten

1) Erläuterung zu den Tabellen. Maßangaben in μ. Es bedeuten: T Tegment, Ü Übergangsblatt an der Sproßbasis, L Laubblatt, H Hochblattform, Oe obere Epidermis, Ue untere Epidermis. Die in Klammern gesetzten Zahlen hinter diesen Buchstaben geben die Blattnummer in der Richtung von der Basis zur Spitze an, n bedeutet letztes Blatt der betreffenden Blattart. Die Tatsache, daß beim Verfolg der Hochblattformen sproßaufwärts nicht immer jedes der oft recht zahlreichen aufeinanderfolgenden Blätter untersucht wurde, sondern nach dem ersten nur einige bestimmte mit entsprechender Differenz der Insertionshöhe und Größe herausgegriffen wurden, ist in den entsprechenden Tabellen durch einen vertikal abwärtszeigenden Pfeil in der ersten Vertikalkolumne angedeutet, der sich an H (1) anschließt. Ein leeres Feld bedeutet, daß eine zahlenmäßige Feststellung nicht erfolgte, ein horizontaler Strich, daß das betreffende Blatt der Pflanze fehlt. Die Daten über Spaltöffnungen beziehen sich auf 1 qmm, ∞ = sehr viele, < 1 = sehr wenige.

Tegment an aufwärts stetig größer wird, so daß das Minimum innerhalb der Schuppenregion liegen muß.

Die Resultate der Einzeluntersuchungen über die Veränderungen der Blattdicke innerhalb der Reihe der hochblattartigen Formen sind zum Teil in der Tabelle II wiedergegeben. Ein Blick auf diese Tabelle überzeugt uns davon, daß von der oberen Grenze der Laubblattregion

Tabelle II.

	Syringa vulgaris	Rhus Cotinus	Ligustrum vulgare	Weigelia amabilis	Hydrangea paniculata	Spiraea Douglasii	Syringa Emodi	Rubus plicatus	Rosa (Kelchzipfel)
L (n)	250	110	183	285	180	157	286	132	164
H (1)	233			229		96			180
	167	70	167	168	171	71	196	114	138
	155			173	138		182	107	120
↓				157				103	

an sproßaufwärts die Blätter allmählich dünner werden. Diese letzte Tatsache fand ich bei Kühlhorn bestätigt.

Unter Berücksichtigung der von Nordhausen (pag. 487) für die Laubblattregion der Sonnensprosse festgestellten Gesetzmäßigkeit ergibt sich somit für die Reihe sämtlicher chlorophyllgrüner und nicht tegmentartig modifizierter Blattgebilde und Laubblätter des Sprosses folgendes Bild: die Blattdicke steigt von einem Minimum innerhalb der Region der basalen Übergangsblätter gleichmäßig bis fast zum letzten Laubblatt[1]), um dann in der Reihe der Hochblattformen ebenso stetig wieder abzunehmen.

Epidermis.

Bekanntlich ist bei den Knospenschuppen die Außenwand der unteren Epidermis in verschiedenem Maße dicker als die gleichfalls etwas verdickte Außenwand der oberen Epidermis. Diese Dickendifferenz

1) Im Gegensatz zu dieser auch aus der Arbeit von Schramm zu entnehmenden Regel über die Blattdicke in der Laubblattzone behauptet Kühlhorn in einer Arbeit, die bisher übersehen worden ist, und die ich erst nachträglich kennen lernte, daß „die Dicke der verschiedenen Laubblätter bei den einzelnen Objekten in der Regel nach oben hin abnimmt“ (pag. 116). Dieser Satz stellt eine ganz unzulässige Verallgemeinerung dar, denn nach seinen Einzeluntersuchungen gilt er für die eigentlichen Laubblätter normaler Größe nur bei einem Drittel der untersuchten Pflanzen, und ist auch hier noch wegen der geringen Zahl der untersuchten Blätter durchaus unsicher.

ist am größten und deutlichsten in der untersten Knospenschuppe und wird sproßaufwärts allmählich geringer, indem die Außenwand der Unterepidermis mehr an Dicke abnimmt als die der Oberepidermis; doch noch in den unteren Übergangsblättern macht sie sich fast stets bemerkbar, und erst die oberen weisen etwa gleich dicke Epidermisaußenwände auf (Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Ilex integra, Lonicera Caprifolium, Ligustrum vulgare). Auch bezüglich der radialen Epidermiswände läßt sich in den unteren Übergangsblättern häufiger (Chionanthus, Forsythia, Salix) eine solche Strukturähnlichkeit mit den Tegmenten beobachten, indem diese hier oft dicker als in den jüngeren Übergangsblättern und den Laubblättern sind.

Die Laubblätter können — im Gegensatz zu den oberen Übergangsblättern an der Sproßbasis — auf der Oberseite eine dickere Epidermisaußenwand aufweisen. Bei Ligustrum vulgare, wo dies beispielsweise der Fall ist, zeigen die Hochblattformen wieder gleich dicke Epidermisaußenwände. Bemerkenswerterweise besitzen die Spreitenteile, welche die Rose häufig an der Spitze ihrer Kelchzipfel ausbildet, viel stärker verdickte Epidermisaußenwände als ein gleich stark belichtetes Laubblatt aus der Nähe der Sproßspitze (Fig. 11). Bei den Hochblattformen der übrigen Pflanzen fand sich keine nennenswerte Verdickung der Epidermisaußenwände, während Kühlhorn (pag. 117) dies für die Hochblätter der von ihm untersuchten krautartigen Pflanzen allgemein angibt.

Unter den Veränderungen, welche die Größe der Epidermiszellen in den Blattreihen erfährt, beschäftigen uns zunächst diejenigen, die sie in der Dimension senkrecht zur Blattfläche zeigt, d. h. also die Veränderungen der im Querschnitt gemessenen Höhe. Diese wurden in der Region der Übergangsblätter an der Sproßbasis verfolgt bei Syringa vulgaris, Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Lonicera Caprifolium, Ligustrum vulgare, in der Region der Hochblattformen bei Syringa vulgaris, Rosa (Kelchspreiten), Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Weigelia amabilis, Rubus plicatus. Für einige Pflanzen sind die Daten in μ in der Tabelle III (pag. 164) zusammengestellt.

Beginnen wir auch hier bei den Tegmenten, so finden wir bei diesen die Verhältnisse insofern etwas außergewöhnlich, als wie schon erwähnt, die Epidermisaußenwände oft recht stark verdickt sind. Bei diesen Blattgebilden zog ich es vor, für die Epidermiszellen nur den radialen Durchmesser des Lumens, nicht die ganze Höhe einschließlich der Außenwand zu vergleichen. Dabei zeigte sich, daß in den Tegmenten die Zelllumina in der unteren Epidermis meist höher als in der oberen sind

(Chionanthus, Syringa, Ligustrum), nur bei Forsythia sind beide Epidermen gleich hoch. Innerhalb der Reihe der Übergangsblätter gleichen sich dann die Unterschiede in der Höhe der Epidermis aus (Chionanthus, Syringa, Ligustrum), zum Teil wird sogar schon in diesen, zum Teil erst in den Laubblättern die Oberepidermis höher (Forsythia, Syringa, Ligustrum). Meist nehmen hierbei zugleich die Höhen der beiden Epidermen allmählich bis zum untersten Laubblatt hin zu (Forsythia, Syringa, Lonicera); nur bei Chionanthus ist sie in diesem etwas geringer als in den Tegmenten.

Tabelle III.

	Syringa vulgaris		Chionanthus virginica		Forsythia suspensa		Rosa (Kelchspreiten)		Weigelia amabilis	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
T	7	16	12	17	5	5				
Ü (1)	18	14	12	17	17	10				
Ü (2)	15	15	14	14	17,2	14				
Ü (3)	15	12	12	12	24	17				
Ü (4)	-			—	22	17				
L	25	16	12	12	22	17	23	14	22	16
H (1)							23	14	23	12,5
							23	14	19	13
							20,5	17	17,5	14
↓									16,5	14

Die Hochblattformen zeigen bei allen Pflanzen (Weigelia, Spiraea Douglasii, Hydrangea, Ligustrum, Syringa vulgaris, Rhododendron, Rosa [Kelchzipfel]) mit Ausnahme von Rubus ein rückläufiges Verhalten; überall bei ihrem Verfolg sproßaufwärts zeigen sie die Tendenz, die Differenz der Epidermisdicken, die sich in den Laubblättern findet, allmählich wieder auszugleichen, meist indem die Oberepidermiszellen stetig etwas niedriger, die Unterepidermiszellen etwas höher werden. Dies ist um so deutlicher, je höher das Blatt inseriert ist, so daß schließlich die Zellen der unteren Epidermis denen der oberen in Größe und Form ähnlich sind, was auch Kühlhorn (pag. 118) bei den von ihm untersuchten Pflanzen beobachtete.

Nicht nur die im Querschnitt gemessene Höhe der Epidermiszellen, auch ihre in der Blattflächenansicht feststellbaren Größenmaße ändern sich oft innerhalb der Blattreihen. Verfolgt man die basalen Übergangsblätter von Syringa vulgaris und Lonicera sproßaufwärts, so läßt sich eine deutliche, stetig fortschreitende Größenzunahme der Epidermiszellen wahrnehmen, die bei Syringa so bedeutend ist, daß

die Epidermiszellen eines tief inserierten Laubblattes etwa doppelt so groß wie die der untersten Knospenschuppe sind. Bei Chionanthus und Forsythia hingegen läßt sich eine Veränderung der Epidermiszellgröße in der Reihe der basalen Übergangsblätter nicht feststellen, jedenfalls nicht ohne Vornahme von Zählungen. Untersucht man diese Verhältnisse in der Zone der Hochblattformen, so findet man durchweg (Rhus, Ligustrum, Hydrangea, Spiraea Douglasii, Weigelia, Syringa Emodi, Rhododendron, Rubus), daß die Epidermiszellen beider Seiten mit wachsender Insertionshöhe der Blätter augenfällig kleiner werden.

Berücksichtigt man nun einerseits die Tatsache (Nordhausen, pag. 495), daß auch bei gut belichteten Sprossen, deren höher inserierte Blätter „Lichtblattcharakter" aufweisen, die ersten Blätter den Stempel des Schattenblattes tragen, und andererseits die Angabe Schramms (pag. 62), daß die Epidermiszellen der Schattenblätter erheblich größer als die der Lichtblätter sind, so gelangt man zu dem Ergebnis, daß innerhalb der aufwärts verfolgten Reihe aller Blattgebilde am Sproß, soweit sie nicht irgendwie tegmentartig modifiziert sind, die Epidermiszellen zunächst bis zur unteren Grenze der Laubblattzone entweder ungefähr gleich groß bleiben, oder allmählich an Größe zunehmen, daß sie dann von hier an sproßaufwärts bei allen Pflanzen stetig kleiner werden.

Weiterhin wurde auch den Änderungen, die die Form der Epidermiszellen in der Blattreihe eingeht, Beachtung geschenkt. Bei einigen Pflanzen (Chionanthus, Forsythia, Syringa vulgaris, Ligustrum) wurde in der Flächenansicht verfolgt, ob sich innerhalb der Blattreihen Länge und Breite der Epidermiszellen zueinander stets gleich verhalten. Es ergab sich, daß bei diesen Pflanzen die Epidermiszellen der mittleren und oberen Tegmente und der unteren Übergangsblätter immer mehr oder weniger deutlich längsgestreckt sind, während sie bei den obersten Übergangsblättern und bei den Laubblättern isodiametrisch sind. Beachtenswerterweise zeigen sich bei Syringa vulgaris und Ligustrum die Epidermiszellen der letzten Hochblätter dann wieder deutlich längsgestreckt (Fig. 6). Eine bestimmte Beziehung zur Blattform war nicht zu erkennen.

Hier möchte ich nebenbei auf eine Formverschiedenheit der unteren Epidermiszellen bei Syringa Emodi aufmerksam machen: die auf der Unterseite durch Hervorwölben der Epidermiszellen nach außen gebildeten Papillen sind beim Hochblatt sehr viel niedriger als beim Laubblatt.

Mit besonderer Aufmerksamkeit wurde verfolgt, in welchem Sinne sich der oft wellenförmige oder zackige, oft glatte Verlauf der von der Blattfläche gesehenen radialen Epidermiswände innerhalb der Blattreihen ändert. Gehen wir auch hier wieder von den Tegmenten aus, so sehen wir bei diesen fast stets die radialen Epidermiswände glatt verlaufen (Chionanthus, Forsythia, Salix pentandra[1]), Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Ligustrum). Nur bei Diervillea zeigen die radialen Epidermiswände bereits in den letzten Tegmenten schwache Wellung. Bei mehreren Pflanzen (Chionanthus, Forsythia, Spiraea Billiardi) verlaufen sie auch noch in den unteren Übergangsblättern glatt, während sie bei anderen Arten (Diervillea, Syringa, Ligustrum) in diesen bereits mehr oder weniger deutlich einen wellenförmigen Verlauf erkennen lassen. Bei allen in dieser Hinsicht untersuchten Pflanzen (Chionanthus, Ligustrum, Forsythia, Diervillea, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, s. indessen die Anmerkung) weisen die obersten Übergangsblätter wenigstens in der unteren Epidermis deutlich wellenförmig verlaufende Radialwände auf. Bemerkenswert ist, daß bei Ligustrum die Radialwände der Oberepidermis bereits etwa im mittleren Übergangsblatt den höchsten Grad der Wellung erreichen, und das oberste Übergangsblatt dies Merkmal nur noch wenig zeigt. Ein Vergleich mit den Laubblättern, speziell mit den untersten ergibt, daß diese nie nennenswert stärkere Wellung aufweisen als das oberste Übergangsblatt[2]).

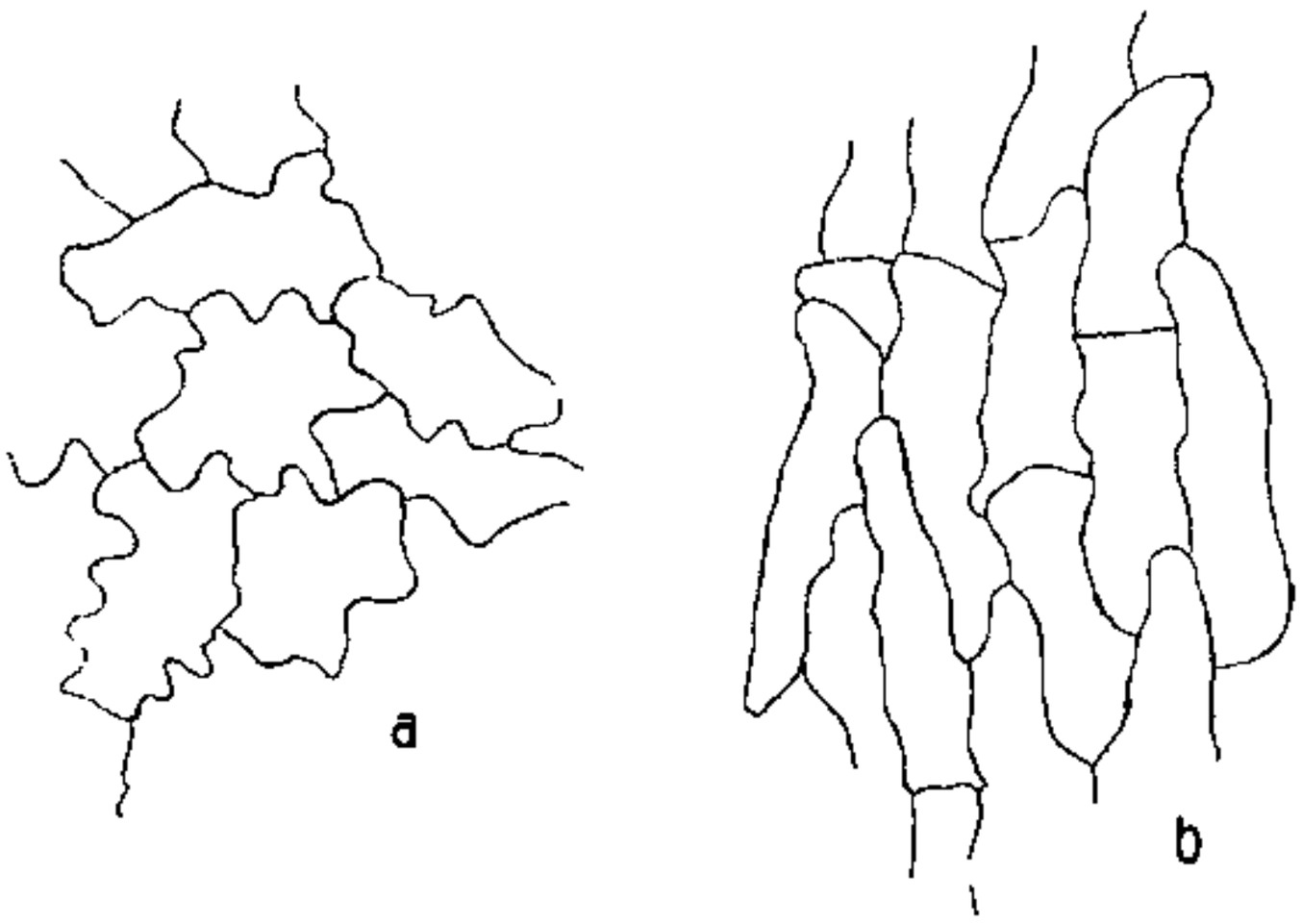


Fig. 6 Syringa vulgaris Obere Epidermis in der Blattflächenansicht. a vorletztes, b letztes Hochblatt. Vergr. $490/_1$.

---

1) Salix pentandra zeigt übrigens auch bei allen übrigen Blattformen keine Wellung.

2) Bezüglich Weigelia amabilis Carr. möchte ich noch folgende Tatsache mitteilen. Die Pflanze blüht, wie bekannt ist, zweimal während einer Vegetationsperiode; beim erstenmal werden Blüten am Ende kurzer, beim zweitenmal am Ende langer Triebe hervorgebracht. Die letzten Laubblätter solcher Kurztriebe verhalten

Recht verschiedenartig verhalten sich die einzelnen Pflanzen in bezug auf die Epidermiswellung der Hochblattformen. Bei Neillia opulifolia, Weigelia amabilis, Ligustrum und Syringa vulgaris sind deren radiale Epidermiswände in verschiedenem Maße stärker gewellt als die der obersten Laubblätter, und zwar ist die Wellung um so deutlicher, je höher das Hochblatt inseriert ist; das gleiche gilt für die relativ großen Kelchblätter von Mespilus germanica, die sich, wie erwähnt, der Größe nach in die Blattstellungsschraubenlinie einordnen. Bei Syringa vulgaris nimmt dann in dem sehr kleinen obersten Deckblättchen, das anatomisch nur wenig differenziert und offenbar verkümmert ist, die Wellung wieder ab (Fig. 6). Im Gegensatz zu diesen Pflanzen ist bei den Hochblättern von Rhus Cotinus und Spiraea Billiardi, bei den Kelchspreiten von Rosa und bei den pag. 160 erwähnten Blattgebilden von Rhododendron praecox kein Unterschied der Wellung gegenüber dem obersten Laubblatt bemerkbar, und bei Spiraea Douglasii, Hydrangea und Rubus ist sie in den Hochblattformen eher etwas geringer als in den obersten Laubblättern.

Zieht man die Resultate von Schramm (pag. 62) und Nordhausen (pag. 495) hinzu, so gewinnt man folgendes Bild: die stets erst oberhalb der Tegmentregion auftretende Epidermiswellung nimmt beim Verfolg der basalen Übergangsblätter sproß-aufwärts rasch zu und weist in der Grenzregion derselben gegen die Laubblätter, eventuell auch bereits früher, ein Maximum auf, sinkt darauf gleichmäßig bis zur oberen Grenze der Laubblattregion, um hier meist ganz zu schwinden; sie kann dann in der Reihe der Hochblattformen wieder auftreten und erheblich zunehmen, und eventuell schließlich infolge Verkümmerung des Blattes wieder verschwinden.

Bei der Feststellung dieser Tatsachen bestätigte sich übrigens gleichzeitig die bereits bekannte Eigentümlichkeit, daß im allgemeinen die untere Epidermis mehr als die obere dazu neigt, ihre radialen Wände sich nun bezüglich der Wellung der radialen Epidermiswände wie die tiefer inserierten der langen Triebe: die Radialwände der Oberepidermis sind glatt bis schwach gewellt, die der Unterepidermis stark zackig gewellt, wohingegen die letzten Laubblätter eines langen Triebes beiderseits glatte radiale Epidermiswände aufweisen. Bei dieser Pflanze stellen also die Kurztriebe offenbar die Basalstücke der Langtriebe dar, ein Verhalten, wie es bereits Nordhausen (pag. 490) an mehreren Pflanzen, insbesondere an Fagus silvatica, nachgewiesen hat.

wellenförmig auszubilden. Schließlich möchte ich noch die Tatsache erwähnen, daß die Wellung in dem Blatt, in dem sie in der aufwärts verfolgten basalen Blattreihe zuerst auftritt, nicht immer in allen Spreitenteilen zugleich schon vorkommt; sie kann vielmehr zunächst nur in der Spitzenregion (Forsythia, Diervillea) oder nur in der mittleren Blattregion (Spiraea Billardi, Ligustrum) sich vorfinden; inwieweit hier entwicklungsgeschichtliche Vorgänge eventuell mitspielen, habe ich nicht verfolgt.

Behaarung.

Die Anzahl der auf die Flächeneinheit des Blattes fallenden eigentlichen Haare oder Drüsenhaare, die für die Tegmente und basalen Übergangsblätter an Ligustrum, Syringa vulgaris, Forsythia, Spiraea Billiardi, für die Hochblattformen an Weigelia amabilis Carr., Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Spiraea Douglasii, Spiraea Billiardi, Rubus plicatus und Rhododendron praecox festgestellt wurde, zeigte innerhalb dieser Reihen bestimmte regelmäßige Veränderungen, und zwar ergab sich bei einem Vergleich der Blätter ausnahmslos folgendes: Haare fanden sich auf den unteren Tegmenten meist nur wenig, auf der im Winter unbedeckten Fläche ihrer Unterseite fehlten sie fast immer. Mit der Insertionshöhe der Blätter nahm die Zahl der Haare zunächst zu, bis innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter das Maximum der Behaarung auftrat; darüber hinaus nahm sie bis zur Region der Laubblätter hin wieder ab.

Für die Zone der Hochblattformen ist es charakteristisch, daß die Haare erheblich dichter als bei den Laubblättern stehen, und zwar um so mehr, je höher das Hochblatt inseriert ist; beispielsweise trägt bei Spiraea Douglasii das Laubblatt auf der Oberseite pro Quadratmillimeter 15, das erste Hochblatt 115 Haare, und bei Rubus plicatus ist die Zahl der oberseits auftretenden langen, einfachen Haare, auf die Flächeneinheit bezogen, auf dem ersten Hochblatt 24mal so groß wie auf dem Endfieder eines hoch inserierten Laubblattes. Zur Veranschaulichung des beschriebenen regelmäßigen Verhaltens führe ich noch als Beispiel für zwei Pflanzen die längs desselben Sprosses verfolgte Änderung der Blattbehaarung zahlenmäßig vor: bei Spiraea Billiardi beträgt die Zahl der oberseitigen einfachen Haare pro Quadratmillimeter bei den einzelnen Blättern Ü(2)4, Ü(3)45, Ü(4)80, Ü(5)30, L(1)17, H(1)82; bei Syringa vulgaris finden sich auf beiden Blattseiten Kolleteren, ihre Menge pro Quadratmillimeter ist bei den einzelnen Blättern T(1)0, T(2)123, T(3)216, T(4)210, Ü(1)325, Ü(2)138, Ü(3)148, H(1)37, H(2)51, H(3)64. Hierbei ist darauf hinzuweisen, daß, wie bereits angeführt ist, die Zahl der Epidermiszellen pro Flächeneinheit von den unteren Tegmenten bis zu den

Laubblättern entweder gleich bleibt oder mit der Insertionshöhe konstant abnimmt, und daß innerhalb der Reihe der Hochblattformen ihre Zahl in weit geringerem Maße zunimmt als die Zahl der Haare. Eine Korrelation zwischen der Zahl der Haare und der Zahl der Epidermiszellen besteht somit nicht.

Durch Kombination mit den Angaben von Yapp und Nordhausen (pag. 494) kommt man zu folgendem Gesamtbild: die Zahl der Haare ist auf den Tegmenten gering, steigt innerhalb der Region der basalen Übergangsblätter rasch zu einem Höchstwert, um weiter zur Laubblattregion hin fast ebenso rasch wieder zu sinken, und nimmt dann sproßaufwärts innerhalb derselben und innerhalb der Reihe der Hochblattformen fortwährend wieder zu.

Spaltöffnungen.

Die Verteilung der die Ausführgänge des Interzellularsystems darstellenden Spaltöffnungen wurde sowohl bei den Blättern der basalen Übergangszone (Syringa vulgaris, Lonicera Caprifolium, Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Ligustrum vulgare) als auch bei den Hochblattformen (Spiraea Billiardi, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Spiraea Douglasii, Syringa Emodi, Weigelia amabilis, Rhus Cotinus, Syringa vulgaris, Rubus plicatus, ferner bei den Kelchspreiten von Rosa und Mespilus germanica) besonders beachtet. Wir beginnen auch hier bei den Knospenschuppen und finden, daß die einzelnen Pflanzen sich hinsichtlich der Verteilung der Spaltöffnungen auf ihnen recht verschieden verhalten: bei Salix pentandra fehlen sie ganz, bei Syringa vulgaris[1]) und Ligustrum liegen sie nur auf der Oberseite, bei Rhus und Chionanthus nur auf der Unterseite, und schließlich bei Forsythia, Diervillea, Spiraea Billiardi und Lonicera auf beiden Seiten der Tegmente.

Verfolgt man nun weiter aufwärts in der Reihe der basalen Übergangsblätter zunächst die Verteilung der oberseitigen Spaltöffnungen, soweit solche auftreten, so ergibt sich eine bestimmte Regelmäßigkeit: in allen Fällen nämlich (Syringa vulgaris, Ligustrum, Forsythia, Spiraea Billiardi, Lonicera, Salix pentandra), mit Ausnahme

1) Bei dieser Pflanze fand sich auf der Oberseite der älteren Knospenschuppen merkwürdigerweise ein Teil der Spaltöffnungen deutlich über die Blattoberfläche emporgehoben; das gleiche beobachtete ich auf der Unterseite der Tegmente von Ribes sanguineum.

von Diervillea, wächst die Zahl derselben zunächst mit der Insertionshöhe der Blattgebilde, erreicht innerhalb der Reihe der Übergangsformen den höchsten Wert und fällt beim weiteren Verfolg dieser Blätter sproßaufwärts wieder (s. Tabelle IV). Im Gegensatz zu den Übergangsblättern an der Sproßbasis weisen meist die Laubblätter dann niemals oberseitige Spaltöffnungen mehr auf (Diervillea, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Ligustrum, Lonicera), oder doch nur sehr spärlich (Forsythia), oder zerstreuter (Syringa vulgaris). — Eine flüchtige Orientierung an einigen anderen Gartensträuchern mit spreitenartigen Tegmenten ergab übrigens, daß unter anderem auch Jasminum nudiflorum, Exochorda und Syringa chinensis auf den Übergangsblättern an der Sproßbasis oberseitige Spaltöffnungen aufweisen.

Tabelle IV[1]).

	Chionanthus virginica		Salix pentandra		Forsythia suspensa		Spiraea Billiardi		Syringa vulgaris		Ligustrum vulgare	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
T (n)	0	15	0	0	15	<1	<1	<1	34 | 22	0	0 | 27	0 | 0
Ü (1)	0	32	18	2	49	15	61 | 33	75 | 92	41 | 23	0 | 9	72 | 3	30 | 75
Ü (2)	0	34	33	38	45	15	90	112	46	40 | 81	58 | 0	∞
Ü (3)	0	65	—	—	13	47	41	∞	45	94	—	—
Ü (4)	—	—	—	—	19	125	27	∞	—	—	—	—
L (1)	0	120	0	∞	4	195	0	∞	37	360	0	158

Bemerkenswerterweise treten bei mehreren Pflanzen, auf deren Laubblättern oberseitige Spaltöffnungen vollständig fehlen, solche auf den Hochblattformen dann wieder auf (Spiraea Billiardi, Spiraea Douglasii, Ligustrum, Weigelia, ferner Rosa und Mespilus [Kelchspreiten]), oder sie sind auf den Hochblättern in größerer Zahl vorhanden, wenn sie auf dem Laubblatt nur recht spärlich (Neillia) oder zerstreut (Syringa vulgaris) vorkommen (s. Tabelle V, pag. 171).

Beachten wir jetzt die unterseitigen Spaltöffnungen, und zwar vorerst auf den Blättern an der Sproßbasis, so sehen wir zunächst, daß

1) Stehen in einem Felde zwei durch vertikalen Strich getrennte Zahlen, so bezieht sich die erste auf die apikale, die zweite auf die basale Blatthälfte. — Espe hat in seiner Arbeit (Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite) die Verteilung der Spaltöffnungen auf den basalen Übergangsblättern nur bei Syringa vulgaris verfolgt; im Prinzip decken sich meine diesbezüglichen Angaben mit den seinen.

Tabelle V.

	Weigelia amabilis		Syringa vulgaris		Rhus Cotinus		Mespilus (Kelch-spreiten)		Hydrangea paniculata		Ligustrum vulgare		Neillia opulifolia	
	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue	Oe	Ue
L	0	∞	37	306	0	150	0		0	112	0	158	<1	
H (1)	0	∞	39	116			1							
	4	97	47	64	0	55	8		0	68	12	101	45	
	10	61	42	31										
↓	33	44	—	—										

sie in den Fällen, wo sie auf den Tegmenten fehlen (Salix pentandra, Syringa vulgaris, Ligustrum), etwa auf den ersten Übergangsblättern zuerst auftreten.

Beim Verfolg der basalen Übergangsblätter sproßaufwärts finden wir dann hinsichtlich der Veränderung ihrer Zahl eine bestimmte Regelmäßigkeit, doch von ganz anderem Sinne wie die für die oberseitigen Spaltöffnungen aufgefundene: stets nimmt ihre Zahl vom untersten Tegment bis zur Laubblattregion hin mit der Insertionshöhe zu (s. Tabelle IV, pag. 170). In der Region der Hochblattformen ist das Verhalten umgekehrt: mit steigender Insertionshöhe der Blätter sinkt die Zahl der unterseitigen Spaltöffnungen, trotzdem die der Epidermiszellen zunimmt. Dieselbe Regel offenbart sich nun auch bezüglich der Summe der Spaltöffnungen beider Blattseiten: sie nimmt sproßaufwärts in der Region der basalen Übergangsblätter stetig zu, in der der Hochblattformen stetig ab.

Unter Zuhilfenahme der Angaben von Yapp und Schramm (pag. 63) wird man sich von der Verteilung der unterseitigen Spaltöffnungen über die Gesamtreihe der laubblattförmigen Gebilde am Sproß folgendes Bild konstruieren: ihre Zahl nimmt innerhalb der Reihe der basalen Übergangsblätter und der Laubblätter stetig zu, erreicht das Maximum bei den letzten Laubblättern und sinkt beim weiteren Verfolg sproßaufwärts in der Reihe der Hochblattformen wieder; dieselbe Regel gilt infolge der relativ geringen Anzahl der oberseitigen Spaltöffnungen auch für die Gesamtmenge der auf die Flächeneinheit des zweiseitigen Blattes fallenden Spaltöffnungen.

Auf die Verteilung der Spaltöffnungen über ein- und dieselbe Spreite wurde bei den basalen Übergangsblättern von Diervillea, Lonicera, Spiraea Billiardi, Ligustrum, Syringa vulgaris geachtet. Es

ergab sich durchweg, daß auf der Blattoberseite die Zahl der Spaltöffnungen stets in der Spitzenhälfte größer als in der Basishälfte ist, auf der Blattunterseite hingegen stets in der Basishälfte größer als in der Spitzenhälfte. Es entspricht also der Spitzenteil als der entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich ältere in seiner Struktur einem tiefer inserierten Blatte.

Ich bemerke übrigens noch, daß im Dunkeln ausgetriebene Knospen an Laubsprossen von Salix pentandra, Lonicera und Syringa vulgaris in Bezug auf die Anordnung der Spaltöffnungen insbesondere auf der Oberseite annähernd gleiche Verhältnisse wie die entsprechenden Blattgebilde normaler Lichtsprosse zeigen, und ferner daß die Spaltöffnungen der Übergangsblätter von Syringa vulgaris bereits in der geschlossenen Knospe angelegt sind. Auch die Schuppenblättchen, die sich an den aus dem Boden hervorbrechenden Ausläufersprossen der letzterwähnten Pflanze unterhalb der Bodenoberfläche finden, zeigen etwa ebensoviele oberseitige Spaltöffnungen wie die entsprechenden Blätter normaler Lichtsprosse.

Mesophyll.

Auch unsere Betrachtung des Mesophylls setzt naturgemäß bei den Knospenschuppen derjenigen Pflanzen ein, deren basale Übergangsblätter Gegenstand der Untersuchung waren (Chionanthus virginica, Forsythia suspensa, Diervillea sessilifolia, Salix pentandra, Spiraea Billiardi, Syringa vulgaris, Lonicera Caprifolium, Ilex integra, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare). An den Tegmenten fällt sogleich in die Augen, daß die Zahl der Mesophyllschichten in der Mediane meist viel höher als in der Mitte einer Blatthälfte ist, und ferner, daß sie nur wenig Chlorophyll enthalten. Weiterhin zeigen in verschiedenen Höhen ausgeführte Schnitte, daß die untere Partie eines Tegments gegenüber der oberen entsprechend seiner Entwicklungsgeschichte stets einen mehr fortgeschrittenen, dem der höher stehenden Blattgebilde ähnlichen Bautypus aufweist. Zwischen den Mesophyllzellen eines Tegmentes bestehen, abgesehen von bestimmten weiter unten erörterten Fällen, keine wesentlichen Unterschiede hinsichtlich Form, Größe und Fügung. Oft sind die Zellen dicht, d. h. völlig oder fast ohne Interzellularen gefügt, dann sind gleichzeitig auch die Wände mehr oder weniger verdickt (Forsythia, Salix, Ligustrum, ferner Syringa und Ilex in den unteren Tegmenten). Oder die Mesophyllzellen haben mehr oder weniger abgerundete Form, so daß an den Stellen, wo mehr als zwei Zellen aneinander stoßen, kleine Eckinterzellularen liegen, zugleich sind dann meist die Wände wenig verdickt (Chionanthus, Diervillea, Lonicera, Rhus, ferner Syringa vulgaris

und Ilex in den oberen Tegmenten). Nebenbei sei erwähnt, daß in vielen Tegmenten (Syringa, Ligustrum, Diervillea, Lonicera, Salix, Chionanthus) parallel zur Blattfläche, meist in den oberen Schichten, lysigene, luftführende Spalte auftreten, die oft mit Kristalldrusen angefüllt sind[1]).

In einigen Fällen machen sich deutliche und beachtenswerte Unterschiede zwischen Ober- (Innen-) und Unter(Außen-)seite bemerkbar, die das Tegment in mancher Hinsicht umgekehrt wie das Laubblatt gebaut erscheinen lassen. So sind in den letzten Tegmenten von Diervillea, Syringa und Lonicera die obersten Schichten erheblich lockerer gebaut als die unteren, sie tragen sogar bei Syringa infolge des Auftretens von spaltenförmigen Interzellularen zwischen den Grenzflächen je zweier aneinanderstoßender Zellen das Bild eines primitiven Schwammparenchyms. Hiermit steht übrigens ohne Zweifel auch die oberseitige Anordnung der Spaltöffnungen als Ausgängen des Interzellularsystems in Zusammenhang. Weiterhin sind bei einigen Pflanzen (Ligustrum, Chionanthus, ferner Syringa in den unteren Tegmenten) die Zellen der obersten Mesophyllschichten parallel zur Blattfläche mehr oder weniger abgeplattet und kleiner als die übrigen. Ein Unterschied beider Blattseiten hinsichtlich des Chlorophyllgehalts läßt sich bei Rhus, Lonicera, Spiraea und Diervillea beobachten: die unteren Schichten sind hier merklich reicher an Chlorophyll als die oberen.

In einigen Fällen waren die Zellen der untersten, also äußersten Mesophyllschicht palisadenartig gestreckt; bei Rhus und Chionanthus zeigten sie diese Streckung senkrecht zur Blattfläche nur stellenweise und unvollkommen, deutlich bei Syringa und Ilex. Bei Syringa fanden sich diese unterseits auftretenden palisadenförmigen Zellen in der oberen Partie des letzten Tegmentpaares, und zwar betrug das Verhältnis Länge zu Breite bei ihnen durchschnittlich 1,7; bei Ilex war in allen Tegmenten die unterste, in den älteren Tegmenten sogar auch die zweitunterste Mesophyllschicht in dieser Weise ausgebildet. Erwähnenswert ist, daß auch bei einer nach den Blattmerkmalen wahrscheinlich als Salix fragilis anzusprechenden Weidenart jene

---

1) Bei Syringa vulgaris findet sich auf der Unter-(Außen-)seite der ältesten Schuppe öfters Periderm, dessen Bildung stets von der untersten Mesophyllschicht ausgeht. An solchen Stellen ist bzw. wird die allgemein stark verdickte Epidermisaußenwand dünner, zugleich sind in den Epidermiszellen die Sekrettröpfchen zahlreicher und größer und geben zum Teil andere Reaktion wie sonst. Ob es sich bei allen diesen Erscheinungen um die Folgen einer normalen physiologischen Reaktion oder um einen Zersetzungsprozeß durch Mikroorganismen handelt, ist ungewiß.

unterseitigen palisadenförmigen Zellen vorkamen, und zwar in den schuppenartigen Vorblättern von Sprossen, die aus der Achsel von Blättern der gleichen Vegetationsperiode entsprangen. Allerdings waren diese palisadenartig gestreckten Zellen bei den letzten drei Pflanzen (Syringa, Ilex, Salix) relativ chlorophyllarm, sie standen vollkommen dicht und erschienen von der Blattfläche gesehen polygonal. Derartige Zellen hat auch Adlerz wahrscheinlich vor Augen bei der Angabe (nach dem Referat des schwedischen Originals in Just's Jahresberichten 1883, Bd. II, pag. 524), daß, wenn es zur Ausbildung von Palisadenzellen komme, diese immer auf der äußeren Seite der Knospenschuppen auftreten. Übrigens fand ich anderswo nirgends Angaben über das Vorkommen von Palisaden in Tegmenten, C. G. R. Schumann führt später sogar als negatives Charakteristikum der Knospenschuppen an, daß in ihnen nirgends Palisadenparenchym zu finden sei. Diese Unsicherheit ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß für gewöhnlich nur die äußeren Tegmente berücksichtigt werden, während wir es hier mit jüngeren zu tun haben, die fast schon zu den Übergangsblättern gehören.

In der Reihe der Übergangsblätter an der Sproßbasis nimmt mit der Insertionshöhe der Chlorophyllgehalt dieser Blätter allmählich zu, gleichzeitig verschwindet nach und nach sowohl der Unterschied in der Blattdicke zwischen Mitte und Rand, der sich bei fast jedem Tegment konstatieren läßt, als auch der ebenfalls für die Tegmente charakteristische Unterschied zwischen der Struktur der apikalen und basalen Blatthälfte.

Wenn wir die Übergangsblätter von den Tegmenten an aufwärts verfolgen, sehen wir das Gefüge des gleichartigen Mesophylls (Fig. 10b) sich zunächst lockern, indem die Interzellularen größer und reichlicher werden (Ligustrum, Syringa, Spiraea, Salix, Forsythia, Chionanthus), (s. Fig. 7), ganz besonders da, wo in den Tegmenten die Zellen sehr dicht gefügt waren; gleichzeitig werden die Wände dünner. Bald tritt dann ein Blatt auf, in welchem, oft nur im entwicklungsgeschichtlich jüngeren basalen Teil, die regelmäßig angeordneten Zellen der obersten Mesophyllschicht stellenweise senkrecht zur Außenfläche etwas gestreckt erscheinen (Fig. 10c). Hier manifestiert sich also zum ersten Male der beim Laubblatt so scharf ausgeprägte dorsiventrale Bau des Mesophylls. In der Oberflächenansicht sind die gleichen Zellen entweder noch unregelmäßig polygonal und wenig abgerundet (Chionanthus, Salix, Lonicera) oder schon rund und relativ locker angeordnet (Ligustrum, Syringa, Forsythia; Fig. 7c), stets aber noch ziemlich groß. Die übrigen Schichten desselben Blattes haben Zellen von abgerundeter, unregelmäßiger, selten abge-

flachter Form mit vielen kleinen Interzellularen. Das Chlorophyll ist meist in den oberen Schichten reichlicher.

In den folgenden Übergangsblättern sind dann die Zellen der obersten Mesophyllschicht alle deutlich palisadenartig gestreckt (s. Fig. 10 d) und in der Oberflächenansicht stets rund (Fig. 7 d). Sie sind um so stärker gestreckt, je höher das Blatt steht, ja, oft sind sie in den oberen Übergangsblättern schon quergeteilt, oder es sind auch die Zellen der zweiten Schicht bereits palisadenartig ausgebildet. Zugleich wird von Blatt zu Blatt die Dicke der Palisadenzellen geringer und ihr Gefüge stetig dichter (Fig. 7, c—e); nur bei Lonicera und Chionanthus erweitern

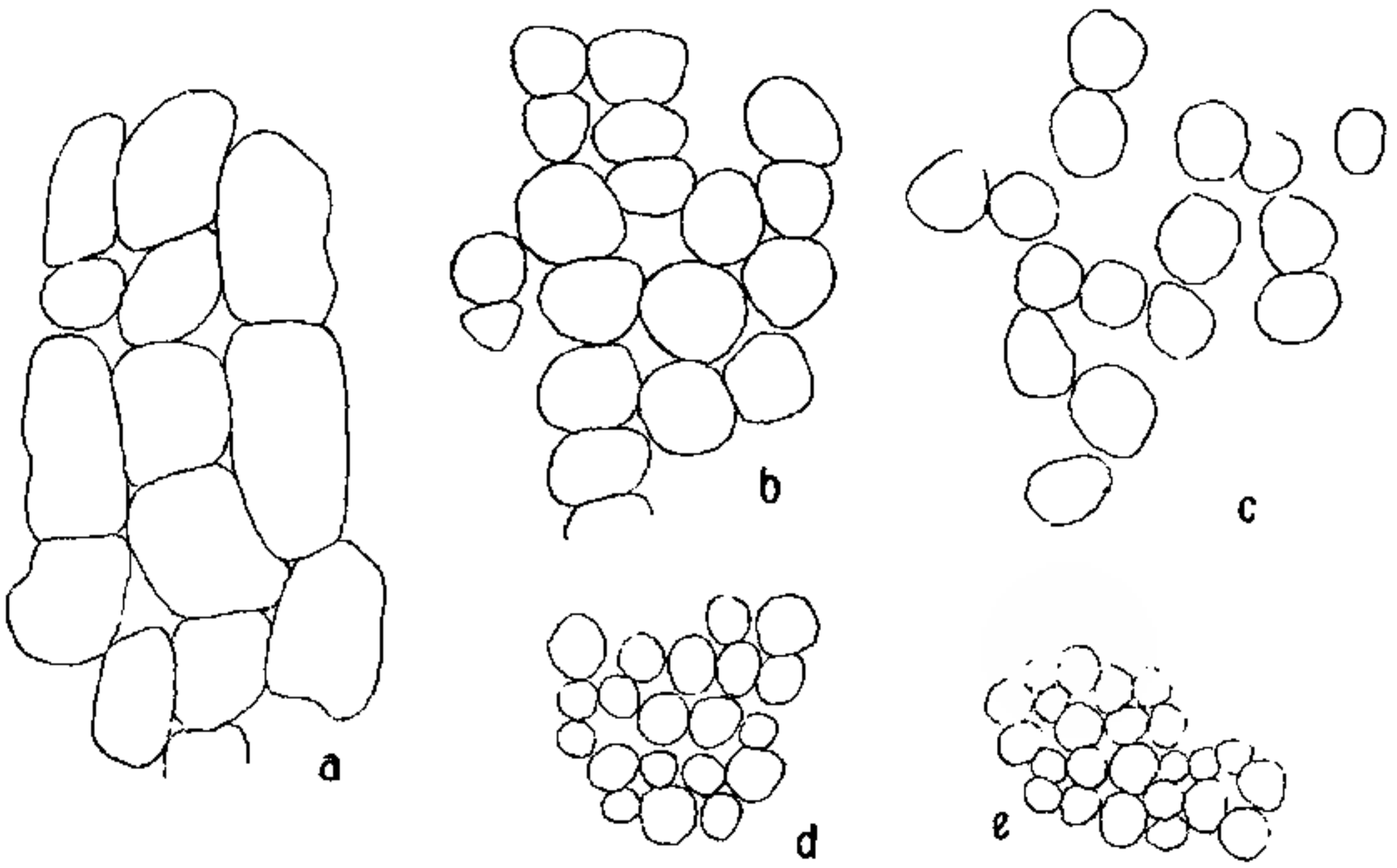


Fig. 7. Forsythia suspensa. Zellen der obersten Mesophyllschicht, von der Blattfläche gesehen. a 1. Übergangsblatt, b 2. Übergangsblatt, c 3. Übergangsblatt, d 4. Übergangsblatt, e 1. Laubblatt. Bei c, d und e sind die Zellen im Querschnitt palisadenartig gestreckt. Vergr. 490/1.

sich sproßaufwärts zunächst die Zwischenräume der Palisaden noch etwas, schließlich aber rücken diese auch hier mehr und mehr zusammen. Die übrigen Schichten zeigen immer mehr den typischen Charakter des Schwammparenchyms: die Zellen flachen sich ab, tragen kürzere oder längere Armfortsätze und sind um so lakunöser, je höher das Blatt inseriert ist. Stets sind die Palisaden reicher an Chlorophyll.

Nach dem Vorgange anderer Autoren (s. Schramm, pag. 13) läßt sich das als Mesophyllquotient bezeichnete Verhältnis

$$\frac{\text{Dicke des Palisadenparenchyms}}{\text{Dicke des Schwammparenchyms}}$$

recht gut als Charakteristikum der Blattstruktur verwenden. Es zeigt sich dann (s. Tabelle VI, in welcher die Dicke jener Gewebe in μ angegeben ist), daß innerhalb der Reihe der Übergangsblätter der Mesophyllquotient nach oben zu stetig wächst, meist weil die Dicke des Palisadengewebes mehr zunimmt als die des Schwammparenchyms.

Tabelle VI.

	Chionanthus virginica			Forsythia suspensa			Syringa vulgaris		
	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient	Dicke des Palisaden-gewebes	Dicke des Schwamm-parenchyms	Mesophyll-quotient
Ü (1)	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ü (2)	0	0	0	0	0	0	50	142	0,3—0,5
Ü (3)	25	51	0,5	51	117	0,4—0,5	64	79	0,7—0,9
Ü (4)	—	—	—	80	125	0,5—0,6	—	—	—
L (1)	35	58	0,6	72	138	0,5—0,6	130[1])	67[1])	1,9[1])

Erwähnenswert ist noch, daß die früher erwähnten Luftspalten mit zunehmender Insertionshöhe in den basalen Übergangsblättern kleiner und seltener werden und allmählich verschwinden (Fig. 10). Überall, wo Kristalldrusen auftreten (Rhus, Lonicera, Spiraea, Diervillea,

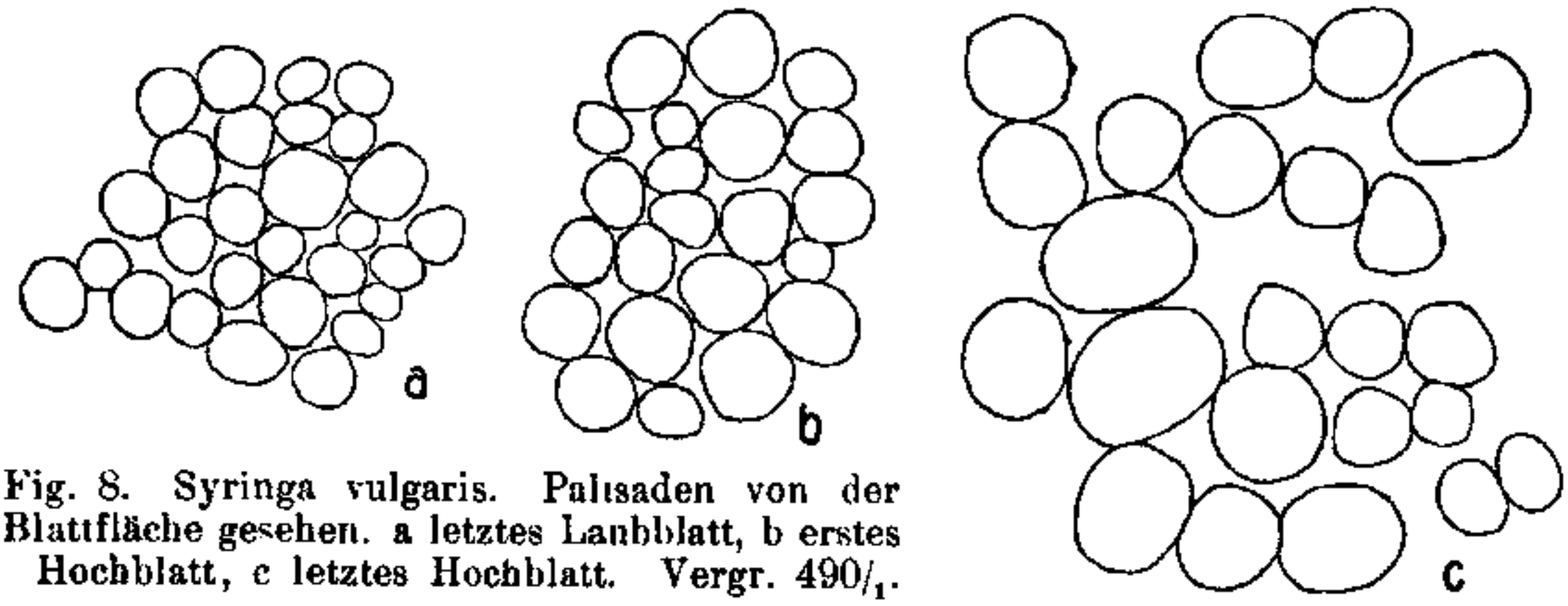


Fig. 8. Syringa vulgaris. Palisaden von der Blattfläche gesehen. a letztes Laubblatt, b erstes Hochblatt, c letztes Hochblatt. Vergr. $490/_1$.

Salix), nimmt ihre Zahl pro Flächeneinheit der Blattspreite mit der Insertionshöhe der Blätter ab.

In der Reihe der Hochblattformen (Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Rhus Cotinus, Ligustrum vulgare, Hydrangea paniculata, Weigelia amabilis Carr., Spiraea Douglaii, Rhododendron praecox, Rubus plicatus,

1) Bezieht sich auf L(n).

Kelchblattspreiten von Rosa und Mespilus germanica) ergibt sich in vielen Beziehungen die umgekehrte Folge wie bei den basalen Übergangsblättern. Einerseits werden die Palisadenzellen mit zunehmender Insertionshöhe der Hochblattformen lockerer angeordnet (Rhus, Ligustrum, Syringa vulgaris, Syringa Emodi, Weigelia, Rosa), häufig auch dicker und gedrungener (Ligustrum, Syringa vulgaris, Weigelia) (Fig. 8), andererseits wird das Schwammparenchym meist dichter und die armartigen Fortsätze seiner Zellen seltener (Syringa vulgaris, Rhus, Ligustrum, Rhododendron, Rosa), was auch Kühlhorn (pag. 121) bei den von ihm untersuchten Pflanzen findet.

Eine Ausnahme von diesem Verhalten zeigen die letzten Deckblättchen einiger Pflanzen. So fehlt bei Weigelia in der ganzen Spreite des letzten Hochblattes, bei Hydrangea (Fig. 9) in der Basishälfte desselben das Palisadengewebe vollkommen, nur typisch ausgebildetes Schwammparenchym ist vorhanden. Im auffallenden Gegensatz hierzu zeigt sich im letzten Deckblättchen von Syringa Emodi, und auch in der besonnten Spitze desjenigen von Ligustrum die Tendenz, alle Mesophyllschichten palisadenartig auszubilden.

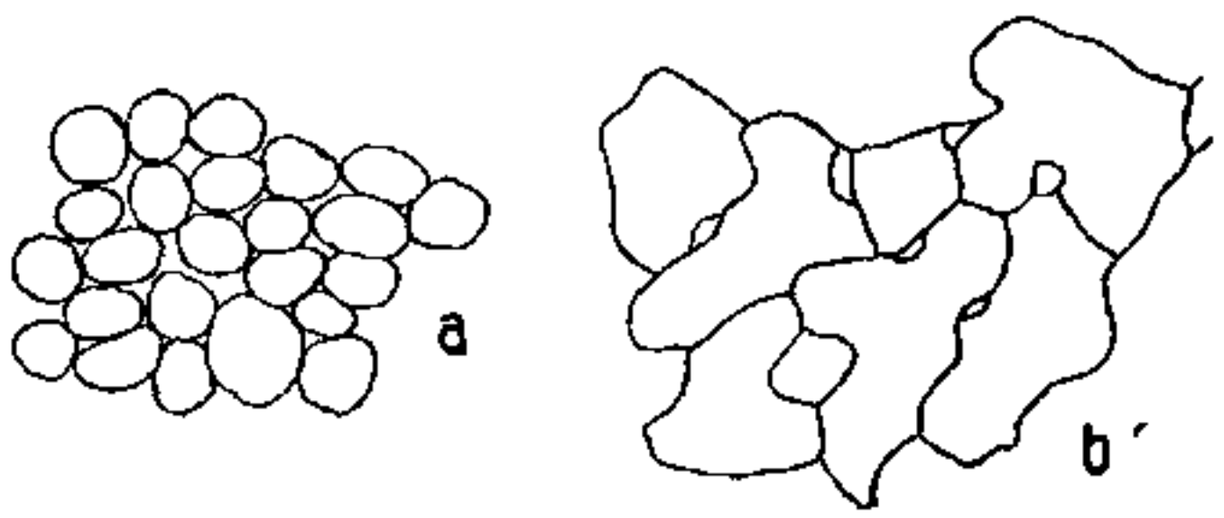


Fig. 9. Hydrangea paniculata. Zweites Hochblatt. Oberste Mesophyllschicht von der Blattfläche gesehen. a in $^2/_3$-, b in $^1/_3$ Blattlängenentfernung von der Basis. Vergr. $490_{,1}$.

Der Mesophyllquotient der Hochblattformen nimmt bei allen untersuchten Pflanzen — mit Ausnahme von Rhus und Syringa Emodi — mit der Insertionshöhe ab, und zwar beruht diese Abnahme in der Mehrzahl der Fälle darauf, daß das Palisadenparenchym sproßaufwärts in weit höherem Maße an Dicke abnimmt als das Schwammparenchym; bei einigen Pflanzen indessen (Rubus, Mespilus, in geringerem Maße bei Syringa vulgaris und Ligustrum) findet sogar neben der Dickenabnahme des Palisadenparenchyms eine absolute Zunahme der Dicke des Schwammparenchyms statt (s. Tabelle VII, pag. 178).

Ebenso wie in den basalen Übergangsblättern ist übrigens in den Hochblattformen (Spiraea Douglasii, Neillia, Hydrangea, Rubus) die Masse der Kristalldrusen bzw. Raphidenbündel bedeutend größer als in den Laubblättern, und auch hinsichtlich der Verteilung des Chlorophylls sind sich beide Blattarten ähnlich, da dies in den höher stehenden Hochblattformen häufig gleichmäßig über das ganze Mesophyll verteilt ist.

Tabelle VII.

	Weigelia amabilis Carr.				Syringa vulgaris				Rubus plicatus			
	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Zahl der Palisaden-reihen	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient
L (n)	2 (3)	119	126	0,9	2	130	67	1,9	2	82	24	3,5
H (1)	2	71,5	121,5	0,6	2	115	79	1,5				
	1 (2)	33	93	0,35	2	68	60	1,1	2	67	23	2,9
	0—1	0 -35	135	0—0,35	1—2	43	81	0,6	2	55	23	2,4
↓	0	0	128	0					2 (1)	42,5	32	1,4

Im allgemeinen gewinnt man, wenn man die Resultate von Schramm und Nordhausen (pag. 487) mit in Betracht zieht, von den

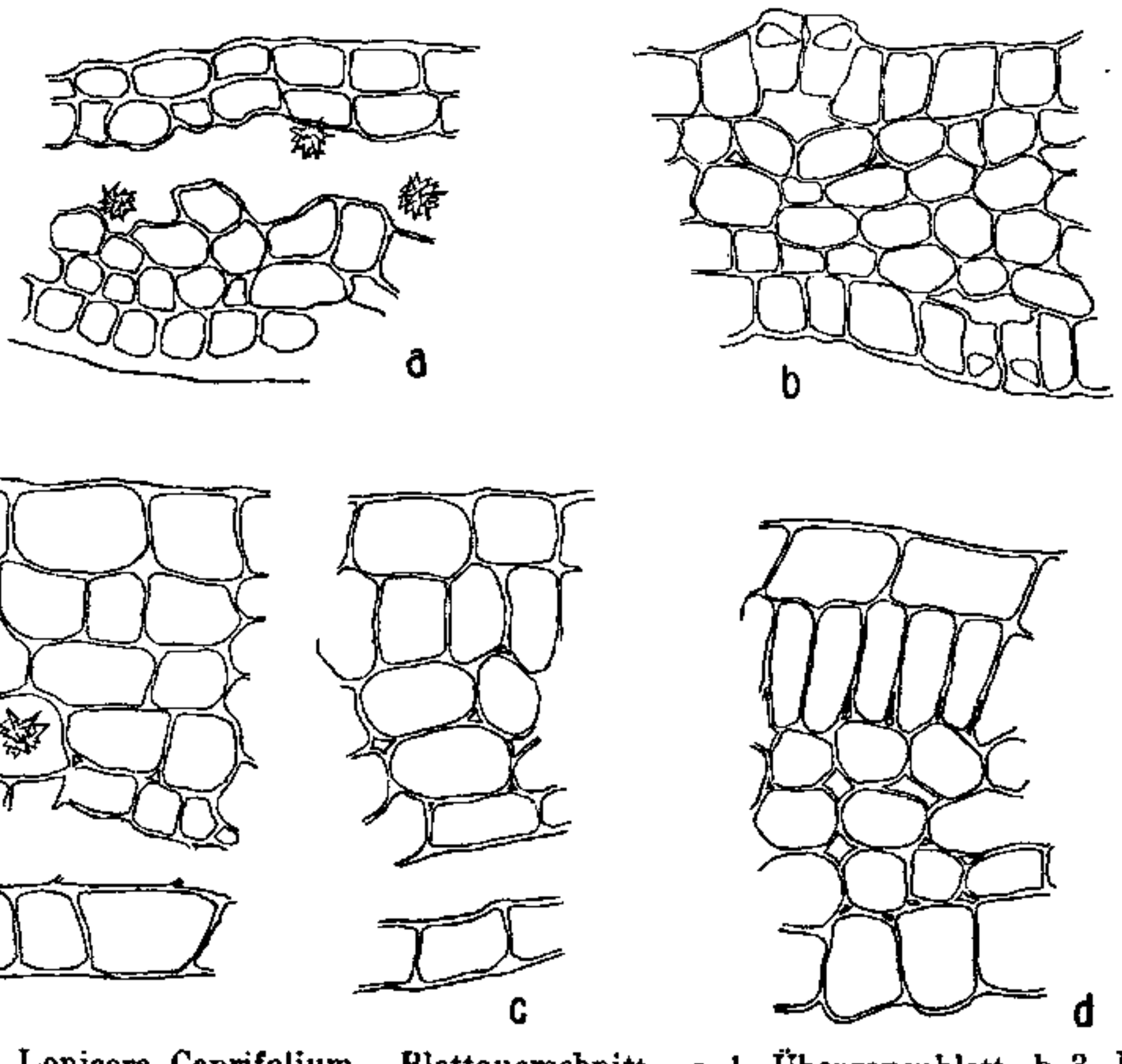


Fig. 10. Lonicera Caprifolium. Blattquerschnitt. a 1. Übergangsblatt, b 3. Übergangsblatt, c apikale Hälfte des 4. Übergangsblattes, d basale Hälfte des 4. Übergangsblattes. Vergr. 490/1.

Strukturänderungen des Mesophylls in der Gesamtreihe der laubblattförmigen Gebilde am Sproß die Vorstellung, daß der Mesophyllquotient

von den basalen Übergangsblättern an bis zur oberen Grenze der Laubblattzone stetig zunimmt und darauf in der Region der Hochblattformen gleichmäßig wieder sinkt, daß die Veränderung der Dichte des Palisadengewebes durch eine ähnliche Kurve dargestellt wird, während umgekehrt bis zu einem gewissen Grade die Dicke der einzelnen Palisaden mit ihrer Längenzunahme sinkt, mit ihrer Längenabnahme wieder größer wird.

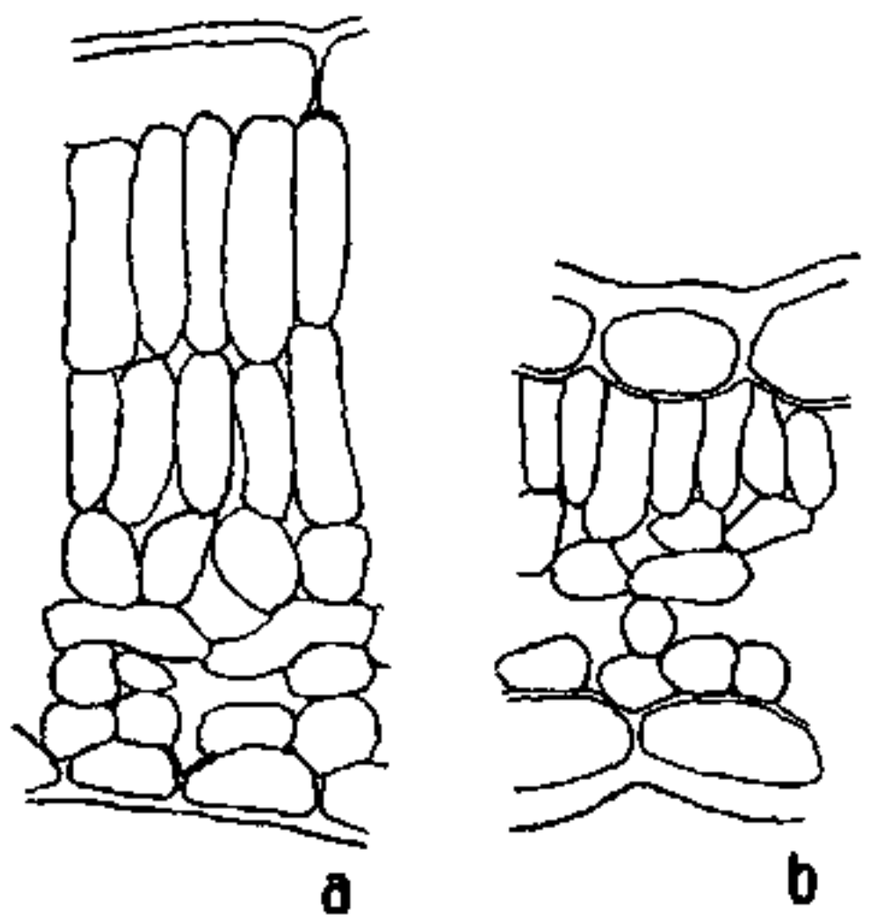


Fig. 11. Rosa (Kulturform), Blattquerschnitt. a Endfieder eines hoch inserierten Laubblattes, b Kelchspreite (3) (Länge 10,5 mm, Breite 1,5 mm). Vergr. ca. 490/1.

Zusammenfassung und Diskussion der Tatsachen.

Beim Verfolg der Zwischenformen, die nach Gestalt und Größe den allmählichen Übergang zwischen Tegmenten und Laubblättern vermitteln, waren wir von der Erwartung ausgegangen, daß sich auch in anatomischer Hinsicht eine gleichmäßig fortschreitende Veränderung feststellen lasse. Würden wir im voraus versucht haben, uns in groben Zügen ein Bild von diesen Strukturänderungen zu entwerfen, so dürfte dies derart ausgefallen sein, daß die Strukturmerkmale der Anfangs- und Endpunkte der Übergangsblattreihe, eben die der Tegmente und Laubblätter sich in dieser selbst im Sinne des Übergangs wiederfinden. Überblicken wir nun die wirklichen Tatsachen, so sehen wir jedenfalls, daß zwar viele, doch durchaus nicht sämtliche Strukturänderungen in der Reihe der Übergangsblätter innerhalb des Rahmens dieser unserer Erwartungen liegen.

Ich fasse zunächst kurz diejenigen Strukturänderungen zusammen, die offenbar nichts Neuartiges darstellen. Der Übergang vollzieht sich im älteren Teil der Reihe der Zwischenformen in der Weise, daß prägnante Tegmentmerkmale verschwinden[1]): die Blattdicke wird geringer,

1) Schon die inneren Tegmente zeigen gegenüber den äußeren in anatomischer Hinsicht eine Vereinfachung, wie man bereits aus den speziellen Arbeiten über Knospenschuppen ersehen kann (vgl. Grüß, Fig. 1—37). Die äußeren Tegmente stellen eben im Gegensatz zu ihrem morphologisch einfachen Charakter eine extreme Anpassung an ihre Spezialfunktion dar, und es ist eigentlich nicht recht zu verstehen, wenn hierin Brick nach seiner vorläufigen Mitteilung (pag. 385) offenbar etwas Neues zu sehen glaubt.

die Wände der Epidermis und des Grundgewebes werden allmählich dünner, in diesem treten des weiteren kleine Interzellularen auf, während die großen Luftspalte verschwinden nnd zugleich die Kristalldrusen seltener werden, für die die Tegmente offenbar als Ablagerungsstätte dienten, nimmt mit der Blattgröße meist auch die Größe der Zellen bis zur Grenze der Laubblattregion hin zu. Umgekehrt bereitet sich, besonders in den jüngeren Übergangsblättern, die strukturelle Formung des Laubblattes vor: bei wiederum zunehmender Blattdicke differenziert sich das zunächst isolaterale Mesophyll, oft erst nach Umwegen, zu oberseitigem Palisadengewebe und unterseitigem Schwammpyrenchym, dabei verschiebt sich das Dickenverhältnis beider Gewebe sproßaufwärts ganz allmählich zugunsten des Palisadenparenchyms, gleichzeitig steigt auch mit wachsender Assimilationstätigkeit der Übergangsblätter sproßaufwärts ihr Chlorophyllgehalt und die Gesamtmenge der Spaltöffnungen beider Blattseiten.

Es vollziehen sich indessen manche Strukturänderungen in der aufwärts verfolgten Reihe der basalen Übergangsblätter, die wir weder im Bau der Tegmente noch in dem der Laubblätter begründet finden. Dies gilt vor allem für die Art, wie sich bei vielen Pflanzen die Anordnung der Spaltöffnungen auf den Blättern dieser Reihe ändert: während auf den Knospenschuppen und Laubblättern dieser Pflanzen Spaltöffnungen oberseits entweder überhaupt fehlen oder doch nur spärlich sind, ist die Zahl oberseitiger Spaltöffnungen auf den Übergangsblättern relativ groß, derart, daß eine die Zahl der oberseitigen Spaltöffnungen darstellende Kurve ein Maximum innerhalb der Übergangsblattreihe aufweisen und von hier nach beiden Seiten abfallen würde. Hierbei fällt ein bestimmtes Abhängigkeitsverhältnis zwischen den oberseitigen Spaltöffnungen und den Palisaden auf: bei allen untersuchten Pflanzen, auf deren basalen Übergangsblättern oberseitige Spaltöffnungen vorkommen, treten in diesen Palisaden nie auf, solange die Zahl der Spaltöffnungen auf der Oberseite größer ist als die stetig zunehmende Zahl derselben auf der Unterseite.

Wie die Anordnung der Spaltöffnungen ändert sich auch die Dichte der Behaarung von den Tegmenten zu den Laubblättern in eigenartiger Weise, indem die Zahl der Haargebilde zunächst deutlich wächst, dann wieder nach der Laubblattregion hin abnimmt.

Weiterhin dürfte auch der Umstand Beachtung finden, daß nicht erst die typischen Laubblätter, wie man etwa denken könnte, sondern bereits die jüngsten Übergangsblätter, im Gegensatz zu den Tegmenten und älteren Übergangsblättern, meist recht stark wellenförmigen Verlauf

der radialen Epidermiswände aufweisen, derart, daß das Maximum der Wellung an der Grenze der basalen Übergangs- und der Laubblätter, oder sogar tiefer in der Zone der Übergangsblätter selbst liegt.

Wie ich mich an den Beispielen von Ligustrum vulgare und Syringa vulgaris überzeugte, treten übrigens diese typischen Merkmale der basalen Übergangsblätter (z. B. oberseitige Spaltöffnungen, Epidermiswellung) auch auf dem ersten Blatt von solchen Sprossen auf, die, entweder infolge des Zurückschneidens oder unter normalen Verhältnissen, aus der Achsel von Blättern derselben Vegetationsperiode entspringen.

Bezüglich des Mesophylls der basalen Übergangsblätter schließlich tritt die Tatsache hervor, daß die Palisaden in den jüngeren Übergangsblättern recht locker stehen, meist lockerer als im untersten Laubblatt.

Wir sehen also, daß einige Merkmale sich bei den Übergangsblättern in maximaler Form repräsentieren und durchaus nicht eine gleichmäßig fortschreitende Stufenfolge der Ausbildung durchmachen.

Bei den Hochblattformen läßt sich im voraus eine bestimmte Vorstellung über die zu erwartenden Strukturänderungen nur schwer bilden. Da die Blattformen nach oben zu einfacher und kleiner werden, könnte man ähnliche Bauverhältnisse wie bei den Übergangsblättern an der Sproßbasis mutmaßen und der Oberflächenverkleinerung entsprechend auch eine Reduktion der inneren Teile erwarten. Andererseits würde man bei ihnen extremen Lichtblattcharakter zu finden erwarten, wenn man sich die Veränderungen, die sich beim Verfolg der Laubblattreihe ergeben, in die Reihe der Hochblattformen hinein fortgesetzt denkt und die immerhin intensive Beleuchtung dieser Blattformen an der Peripherie der Pflanze mit in Betracht zieht.

Im Sinne einer Reduktion würde es liegen, daß die Dicke in der Tat zugleich mit der Blattgröße nach der Sproßspitze zu abnimmt und gleichzeitig die Zellen kleiner werden, während umgekehrt die Tatsache, daß die Behaarung in ungleich höherem Maße als die Zahl der Epidermiszellen wächst, für einen xerophileren, lichtblattartigen Charakter dieser Blattformen spricht.

Daneben finden wir beim Verfolg der Hochblattformen nun auch Strukturänderungen, die nicht in der Linie unserer Erwartungen liegen. So nimmt im Gegensatz zur Vermehrung der Epidermiszellen die Zahl der Spaltöffnungen stark ab, vor allem wird ihre Anordnung eine andere, indem sie häufig auch oberseits auftreten, bei den letzten Hochblättern oft ebenso zahlreich wie unterseits, während die Laubblätter gar nicht oder nur spärlich oberseitige Spaltöffnungen tragen.

Ferner weisen die Hochblattformen oft ein charakteristisches Merkmal auf, das in der Laubblattreihe bei ihrem Verfolg sproßaufwärts ganz verschwunden war: ihre radialen Epidermiswände verlaufen bei einer Anzahl von Pflanzen wellenförmig, um so stärker, je höher das Blatt steht.

Die Strukturänderungen des Mesophylls lenken insofern die Aufmerksamkeit auf sich, als nicht etwa mit abnehmender Blattdicke eine gleich starke Reduktion beider Komponenten, sowohl des Palisaden- als auch des Schwammparenchyms eintritt, so daß also der Mesophyllquotient gleich bleiben würde, sondern daß vielmehr das Dickenverhältnis beider Gewebe sich sproßaufwärts stetig zugungsten des Schwammparenchyms verschiebt; gleichzeitig werden die einzelnen Palisaden dicker und stehen meist auch lockerer.

Bei allen diesen Tatsachen fällt es auf, wie außerordentlich ähnlich die Hochblattformen, auch in den neuartig erscheinenden Eigenschaften, den basalen Übergangsblättern sind, soweit diese nicht noch irgendwie tegmentartig modifiziert erscheinen.

Wenn so die basalen Übergangsblätter und die Hochblattformen Merkmale schlechthin aufweisen können, die aus der Struktur der Tegmente oder Laubblätter nicht zu erschließen sind, oder wenn sie einige, an diesen vorhandene Merkmale in solcher Ausprägung oder Anordnung zeigen, wie man sie weder bei Zwischenformen zwischen Tegmenten und Laubblättern bzw. bei die Laubblattreihe gewissermaßen fortsetzenden Formen erwarten würde, noch auch etwa an unfertigen Entwicklungsstadien des Laubblattes finden könnte, dann darf man sie in anatomischer Beziehung als etwas schlechterdings Neuartiges gegenüber den Tegmenten und Laubblättern auffassen. Nicht nur die äußeren Tegmente also, wie Brick (pag. 385) meint, sondern auch die Übergangsblätter der Sproßbasis und die Hochblattformen weisen eine spezifische „Andersentwicklung" gegenüber dem Laubblatt auf: sie sind keine reinen Hemmungsbildungen, keine stehen gebliebenen Stadien der Laubblattentwicklung, sondern sie haben einen Entwicklungsweg eingeschlagen, der von dem des Laubblattes von einem bestimmten Stadium ab divergiert und zu einem besonderen, individuellen Blattgebilde führt.

Wir haben uns nun die Frage vorzulegen, wodurch die von der Laubblattstruktur abweichenden, besonderen Bauverhältnisse der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bedingt werden und kommen damit zunächst zur Erörterung der Beziehungen, die zwischen den Strukturen dieser Blattgebilde einerseits und ihren Funktionen und äußeren Lebensbedingungen andererseits etwa bestehen.

Wir dürfen davon ausgehen, daß die Funktionen der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bei den untersuchten Pflanzen im Prinzip die gleichen sind: für beide Arten von Blattgebilden handelt es sich, wie schon pag. 158 hervorgehoben ist, wesentlich darum, die jüngeren Sproßteile während ihrer Entwicklung zu schützen; hierzu kommt als Nebenfunktion die Assimilationstätigkeit.

Als Ausdruck der Schutzfunktion beider Blattarten ist es anzusehen, daß die Haare bzw. Kolleteren auf ihnen merklich dichter stehen als auf den Laubblättern.

Eben durch die Schutzfunktion der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen wird auch eine ziemlich steile Orientierung derselben gefordert, solange die Achse des zu schützenden Sprosses noch nicht gestreckt ist und sie selbst auch noch nicht ganz ausgewachsen zu sein pflegen; später, im ausgewachsenen Zustand, nimmt die Spreite dieser Blattgebilde bis zum frühen Abfall eine mehr horizontale Lage ein, zeigt aber gegenüber der Lichtrichtung eine gewisse Indifferenz und Starrheit der Orientierung; in einzelnen Fällen mag sie dauernd ihre Rückseite dem Lichte zukehren.

Nun sind ja besagten Blattformen bestimmte Merkmale eigentümlich, die als Abschwächung des dorsiventralen Blattcharakters aufgefaßt werden dürfen: die Spaltöffnungen sind oft auf beiden Seiten gleich zahlreich, die Epidermen gleich dick, das Chlorophyll ist in allen Mesophyllschichten oft gleich verteilt, die Palisaden stehen lockerer und sind gedrungener, das Schwammparenchym ist dichter. Man wird geneigt sein, diese Eigentümlichkeiten auf die zeitweise andere Orientierung der gerichteten äußeren Faktoren (Beleuchtung, Luftbewegung) zurückzuführen, welche durch die oben erwähnte Schrägstellung der besagten Blattgebilde während der Sproßentwicklung bedingt wird, und ich bin der Ansicht, daß in der Tat solche Beziehungen gelten, allerdings, wie wir sehen werden, nur bis zu gewissen Grenzen. Welcher Art übrigens diese Beziehungen sind, darüber läßt sich zurzeit allerdings nichts Gewisses aussagen. Sicher ist aber anzunehmen, daß eine direkte, kausale Einwirkung jener Faktoren nur eine untergeordnete Rolle spielt, denn bezüglich eines jener besprochenen Merkmale, nämlich bezüglich des Auftretens oberseitiger Spaltöffnungen konnte nachgewiesen werden, daß es, jedenfalls auf den unteren Übergangsblättern, schon in der Knospe angelegt ist, und daß bei im Dunkeln ausgetriebenen Knospen von Syringa vulgaris, Ligustrum vulgare und Lonicera Caprifolium auf den basalen Übergangsblättern ebensoviele oberseitige Spaltöffnungen ausgebildet werden wie auf normal belichteten. Es ist anzunehmen, daß

im wesentlichen das gleiche auch für die übrigen hier in Betracht kommenden Merkmale gilt, obwohl leider entsprechende Beobachtungen nicht gemacht werden konnten. Die Annahme ist um so mehr berechtigt, als wir aus neueren Arbeiten wissen (s. Nordhausen, pag. 483), daß auch bei den Laubblättern die Einwirkung der augenblicklichen äußeren Faktoren nur eine beschränkte ist.

Es ist beachtenswert, daß die basalen Übergangsblätter und die Hochblattformen Eigenschaften zeigen, die als Schattenblattmerkmale bezeichnet und als solche für gewöhnlich nur mit dem Begriff des Laubblattes verknüpft werden, ja, daß sie diese nicht nur schlechthin, sondern in stärkerem Maße als das typische Schattenlaubblatt selbst aufweisen können; ich erinnere nur an die geringe Blattdicke, an die Epidermiswellung, den niedrigen Mesophyllquotienten, die lockere Anordnung der relativ dicken und kurzen Palisaden. Für den Schattenblatthabitus speziell der Hochblattformen zeugt auch die Reduktion der Epidermispapillen auf der Unterseite der Hochblätter von Syringa Emodi, die offenbar als Schattenblattmerkmal anzusehen ist[1]) (s. Nordhausen, pag. 499).

Wenn wir berücksichtigen, daß die Lebensbedingungen der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen bei gleicher Funktion doch mannigfaltige Verschiedenheiten zeigen, so muß diese durchgehende prinzipielle Ähnlichkeit beider Blattarten besonders auffällig erscheinen. Insbesondere aber muß der typisch schattenblattartige Charakter mancher Hochblätter die Aufmerksamkeit auf sich lenken. Denn zweifellos sind sie intensiver belichtet als die basalen Übergangsblätter und selbst auch als die Laubblätter. Daran ändert nichts, daß in einigen Fällen eine geringe Beschattung durch Blütenteile stattfinden kann, zumal dies nur während der vollen Entwicklung der Blüten zutrifft. Ferner sind gerade an der Peripherie der Pflanze, also bei den Hochblättern, infolge der größeren Lufttrockenheit und der stärkeren Luftbewegung die Transpirationsbedingungen am günstigsten. Bei solchem Gegensatz zwischen Struktur und äußeren Lebensbedingungen können wir unbedenklich sagen, daß für jene nur innere Faktoren verantwortlich zu machen

---

1) Es tauchte die Vermutung auf, auch die Tatsache, daß auf manchen basalen Übergangblättern und Hochblattformen anormalerweise oberseitige Spaltöffnungen auftreten, sei analog den übrigen besonderen Eigenschaften besagter Blattformen als Schattenblattmerkmal, also (Schramm, Nordhausen) als Primärblattmerkmal aufzufassen. Eine Untersuchung der Primärblätter von Syringa vulgaris und Ligustrum vulgaris zeigte indessen, daß diese Vermutung nicht zutrifft.

sind. Wir haben damit eine Tatsache vor uns, die für das Problem der Licht- und Schattenblätter neben den neueren Erfahrungen von einiger Bedeutung sein dürfte.

Da an verschiedenen Sproßteilen, nämlich an der Basis und an der Spitze, mit einer Verminderung der Blattgröße und Vereinfachung der Form derartig gleiche und zum Teil befremdende Strukturbesonderheiten gegenüber dem Laubblatt verknüpft sind und diese um so deutlicher auftreten, je mehr die Blattgröße abnimmt, so lag es nahe, engere Beziehungen zwischen Größe und Struktur anzunehmen.

Um diese Beziehungen zu prüfen, wurden einige besonders in der Größe voneinander abweichende Blattgebilde untersucht, die, um Ungleichheiten in der Wirkung der äußeren Faktoren auszuschalten, dicht benachbart und gleich gut belichtet sein mußten. Als solche wurden die recht verschieden großen Kelchzipfel von Mespilus germanica und Rosa ausgewählt, die, wie erwähnt (pag. 160), bei beiden Pflanzen um so kleiner werden, je höher sie in der Blattstellungsschraubenlinie stehen. Bei dieser Untersuchung ergab sich ungefähr ein Strukturbild, als ob man Hochblattformen auf die gleiche Insertionshöhe zusammengedrängt hätte. Es zeigte sich nämlich, daß mit abnehmender Blattgröße die Blattdicke sank, daß ferner der Mesophyllquotient niedriger (siehe Tabelle VIII; pag. 186) und gleichzeitig das Palisadengewebe lockerer wurde. Beim Fehlen oberseitiger Spaltöffnungen auf den Laubblattspreiten waren solche auf den untersuchten Blattformen um so zahlreicher, je kleiner die letzteren erschienen — allerdings waren die absoluten Zahlenwerte in allen Fällen nicht groß (s. Tabelle V, pag. 171). Weiterhin wurde die Behaarung, wo sie überhaupt auftrat (Mespilus), mit der Abnahme der Blattgröße dichter, und endlich zeigten die kleineren Blätter in höherem Grade die Tendenz der Epidermiswellung; auch das ist noch erwähnenswert, daß die Zellgröße mit der Blattgröße sank. — Interessant ist ferner, daß ganz ähnliche Unterschiede, abgesehen vom Auftreten oberseitiger Spaltöffnungen, sich herausstellten beim Vergleich des letzten extrem kleinen Laubblattes von der Spitze eines Sprosses von Betula pendula mit dem voraufgehenden Laubblatt.

Alle diese bei Mespilus, Rosa und Betula aufgefundenen Strukturdifferenzen der verschieden großen Blätter lassen sich weder auf Unterschiede der Funktion noch auf solche der äußeren Faktoren zurückführen, es kommen allein innere Faktoren in Betracht, die offenbar mit der Entwicklungsfolge der Blätter am Vegetationspunkt bzw. mit der Blattgröße zusammenhängen; wir werden also annehmen dürfen, daß

Tabelle VIII.

	Rosa (Kulturform)				Mespilus germanica			
	Länge: Breite des Blattes in mm	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient	Länge: Breite des Blattes in mm	Dicke des Palisaden-gewebes in μ	Dicke des Schwamm-parench. in μ	Mesophyll-quotient
Laubblatt	54 : 37	80	44	1,8	84 : 32	86	68	1,7
Kelchspreite (1)	55 : 21	82	57,5	1,45	37 : 7,5	54	48,5	1,1
„ (2)	12 : 2,5	34 (46)	52 (36)	0,65 (1,3)				
„ (3)	10 : 1,5	23	37	0,6				
„ (4)					23 : 2	43,5	41	0,64

die letztere auch bei den Struktureigentümlichkeiten der basalen Übergangsblätter und der Hochblattformen eine Rolle spielt.

In Parallele hierzu können wir nach dem Vorgange Anheißer's (pag. 87) die Epidermiswellung mit der geringen Dicke des Spreitenteils in Verbindung bringen. da wir sie überall da auftreten sehen, wo die Blattdicke gering ist, und können sie dann eventuell als Mittel zur Erhöhung der mechanischen Festigkeit ansehen.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden während des Wintersemesters 1912/13 und des Sommersemesters 1913 im botanischen Institut der Universität Kiel ausgeführt. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Prof. Dr. Reinke, sowie Herrn Prof. Dr. Nordhausen für die Anregungen und Ratschläge, durch die sie mich in meiner Arbeit unterstützt haben, an dieser Stelle meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Literatur.

Adlerz, E., Bidrag till knopffjällens anatomi hos träd och Buskartade växter. Bihang till Kongl. Svenska vet.-akad. Handlinger 1881, Bd. VI.

Anheißer, R, Über die arunkoïde Blattspreite. Flora 1900, Bd. LXXXVII.

Brick, Eduard, Die Anatomie der Knospenschuppen in ihrer Beziehung zur Anatomie der Laubblätter. Kurze Mitt., Ber. d. D. bot. Ges. 1903, Bd. XXXI.

Cadura, Richard, Physiologische Anatomie der Knospendecken dikotyler Laubbäume. Inaug.-Diss, Breslau 1886.

Espe, William, Beiträge zur Kenntnis der Verteilung der Spaltöffnungen über die Blattspreite. Inaug.-Diss., Göttingen 1911.

Feist, Aug., Über die Schutzeinrichtungen der Laubknospen dikotyler Laubbäume. Nova acta 1887, Bd. LI.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitg. 1880, Bd. XXXVIII.

Grüß, Joh., Beiträge zur Biologie der Knospe. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1892, Bd. XXIII.

Henry, Knospenbilder. Nova acta 1847, Bd. XIV, pars 1.

Kühlhorn, Zur Kenntnis des Baues der Laubblätter der Dikotylen. Inaug.-Diss., Göttingen 1908.

Lubbock, John, On Stipules, their forms and functions. Journ. of the Linnean Society, Botany, Vol. XXVIII, XXX, London 1891, 1895.

Ders., On buds and stipules. Journ. Linn. Soc. Bot. 1897—98, Vol. XXXIII.

Ders., On buds and stipules. London 1899.

Mikosch, Karl, Beiträge zur Anatomie und Morphologie der Knospendecken dikotyler Holzgewächse. Sitzungsber. d. Kais Akad. d. Wiss., Bd. LXXIV, Abt. 1, mathem -naturw. Klasse, Wien 1876.

Nordhausen, Max, Über Sonnen- und Schattenblätter, 2. Mitteilung. Ber. d. D. bot. Ges. 1912, Bd. XXX.

Schramm, Richard, Über die anatomischen Jugendformen der Blätter einheimischer Holzpflanzen. Separatum aus Flora 1912, Bd. CIV.

Schumann, C. G. R., Anatomische Studien über die Knospenschuppen von Koniferen und dikotylen Holzgewächsen. Bibl. bot. Kassel 1889.

Schumann, Karl, Praktikum für morphologische und systematische Botanik. Jena 1904.

Yapp, R. H., Spiraea Ulmaria L. and its bearing on the problem of xeromorphy in Marsh plants. Annals of botany 1912, Bd. XXVI.

Eingegangene Literatur.

C. Baumann, Die Vegetation des Untersees. Verlag von Huber u. Co., Frauenfeld. Preis: 50 Pf.

Beiträge zur Biologie der Pflanzen, begr. von F. Cohn, herausgeg. von F. Rosen, XIII, 1 (Enthält: G. Lindner, Über die Gasbewegung in dikotylen Holzgewächsen; R. Schaede, Studien zur Stammesgeschichte der Gefäßpflanzen. S. U. Kern's Verlag, Breslau).

M. Büsgen, Der deutsche Wald. 2. Auflage mit zahlreichen Abbildungen und 3 Tafeln (Naturw. Bibl. für Jugend und Volk). Verlag von Quelle u. Meyer in Leipzig. Preis: geb. M. 1,80.

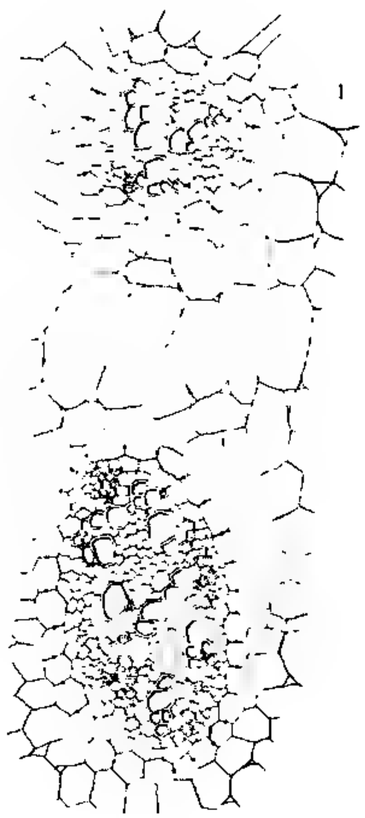
J. Györffy, Botanische Museumshefte (Botanikai Múzeum Fühbek), Bd. I, Jahrg. 1915, Klausenburg 1916.

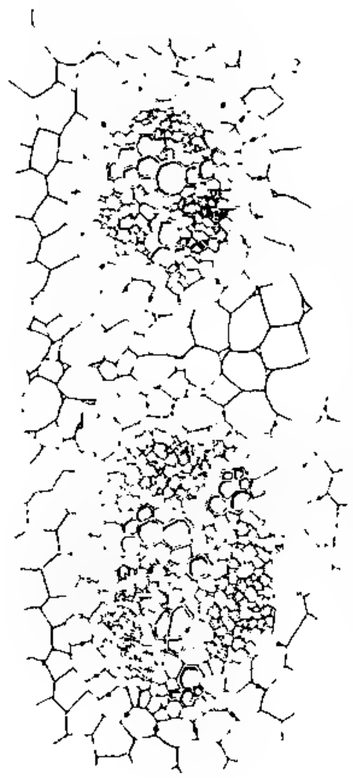
Kerner's Pflanzenleben, 3. Aufl, bearbeitet von Prof. Dr. A. Hansen, I. u. II. Verlag des bibliogr. Instituts in Leipzig.

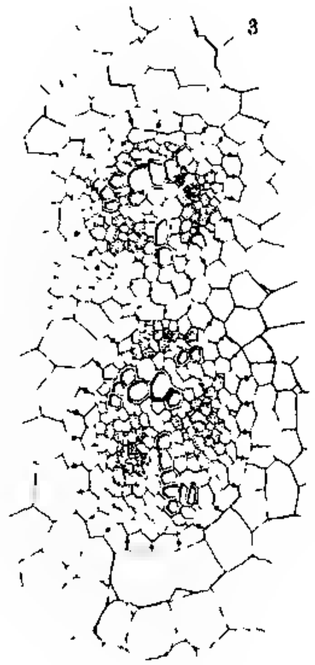
C. Leverenz, Vergleichende Sortenversuche mit Dickkopf-Winterweizen in den Jahren 1901—1910 (Arb. der deutschen Landwirtsch.-Gesellsch, Heft 298).

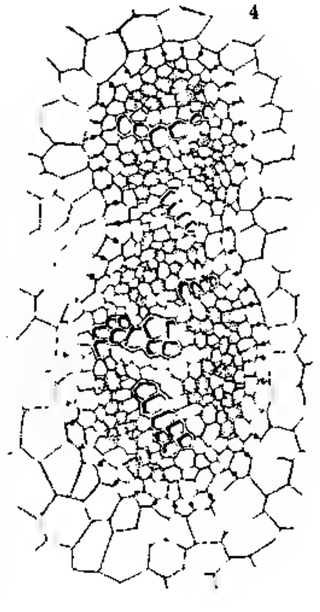
H. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Mit 129 Abbildungen im Texte. Jena 1916, Verlag von G. Fischer. Preis: 10 M.

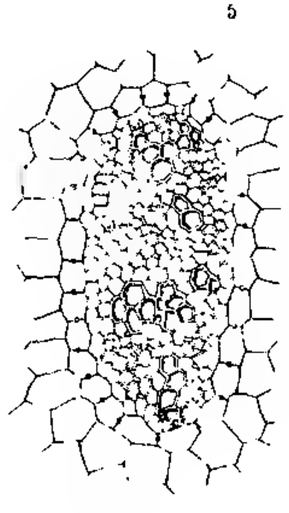
Rayss, Le Coelastrum proboscideum; Kryptogamenflora der Schweiz, V, 2. Verlag von K. J. Wyss, Bern 1915.

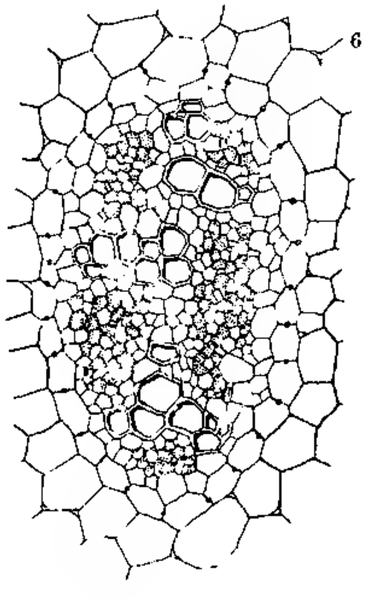

1



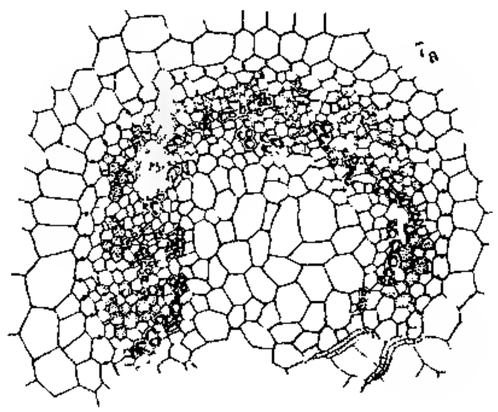

3

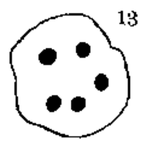

4

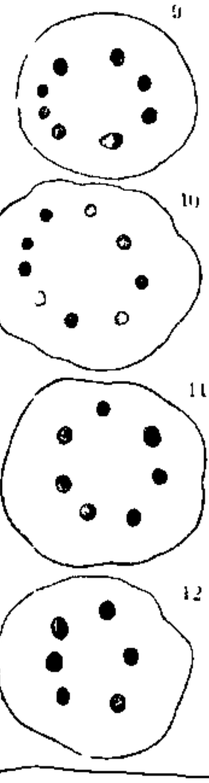

5

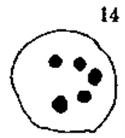

6

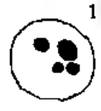
7


7a


13


9
10
11
12

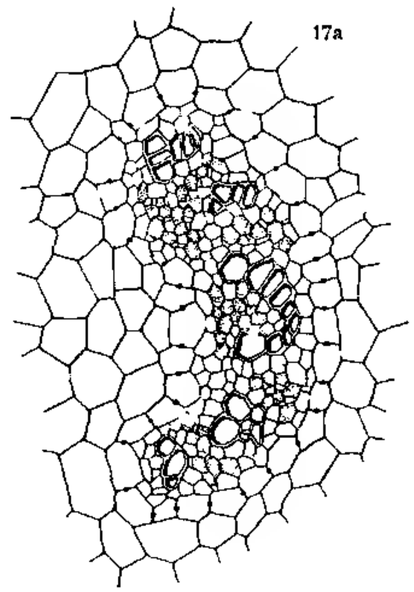

14

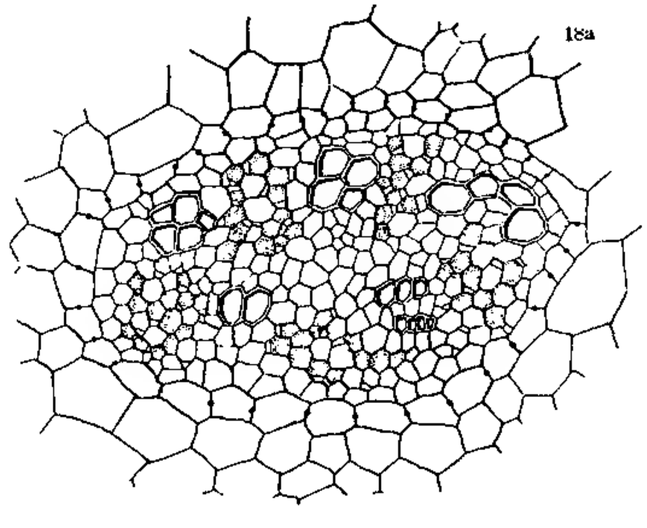

15

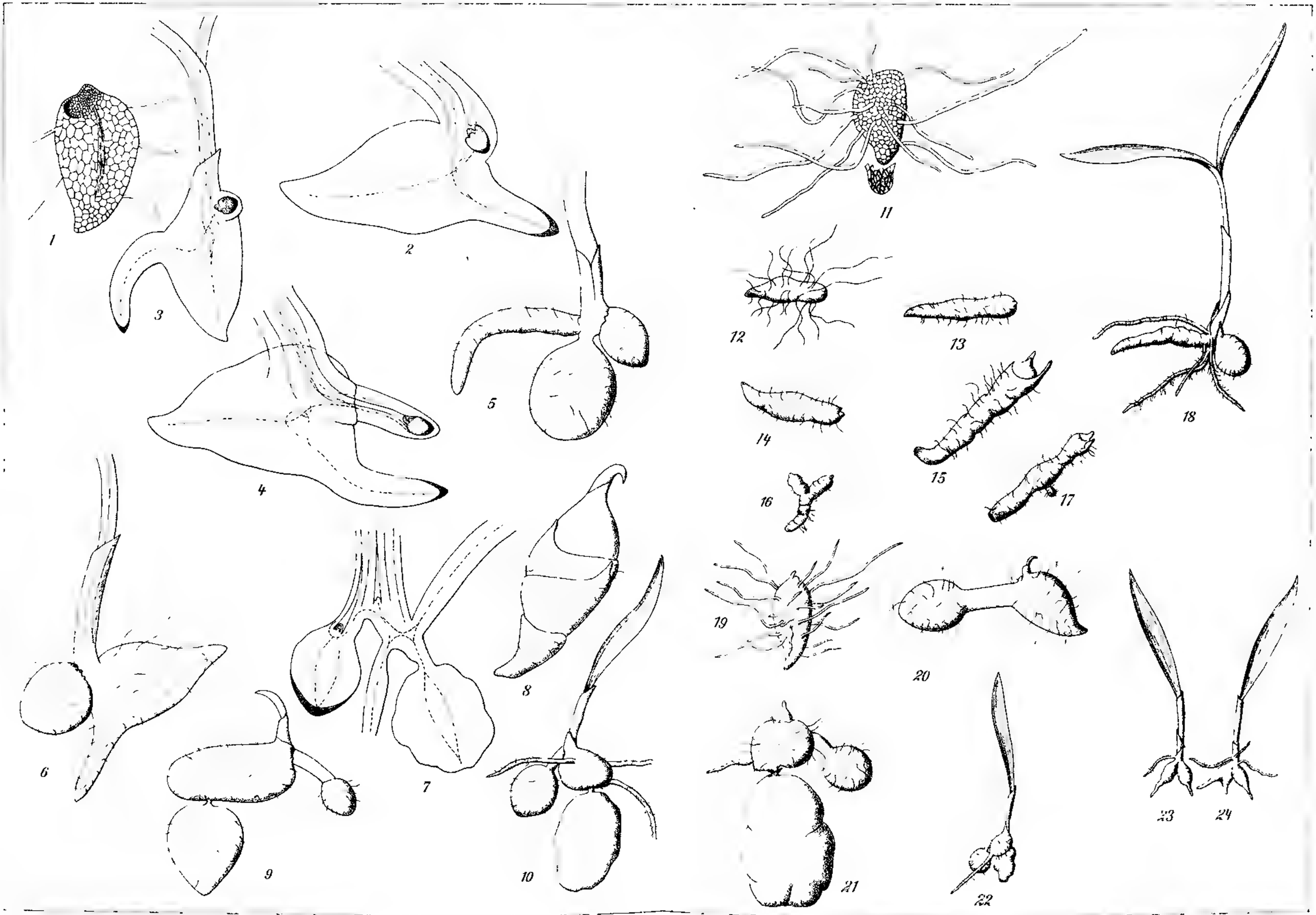
16

17

18


17a


18a



Verlag von Gustav Fischer in Jena

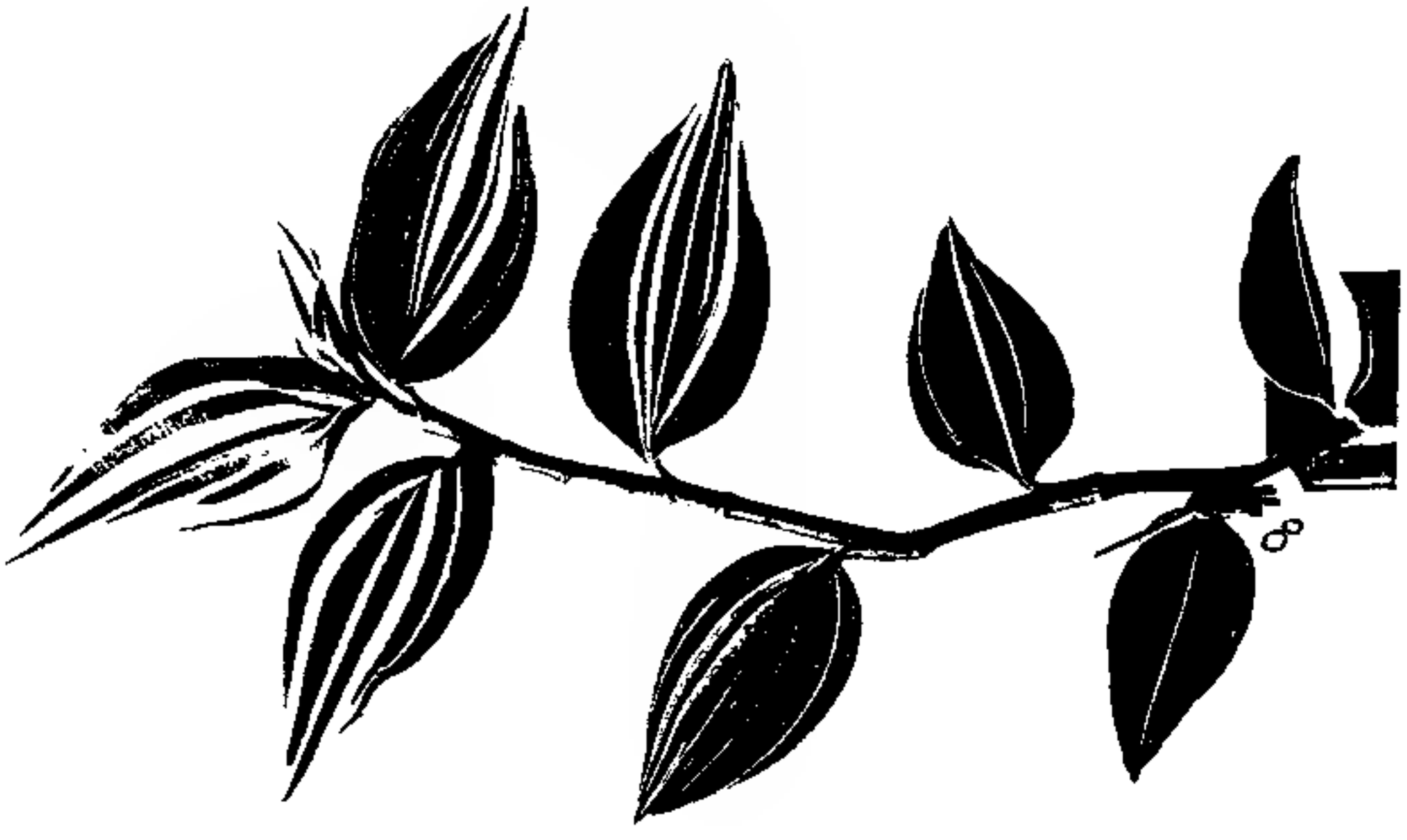


Fig. 2

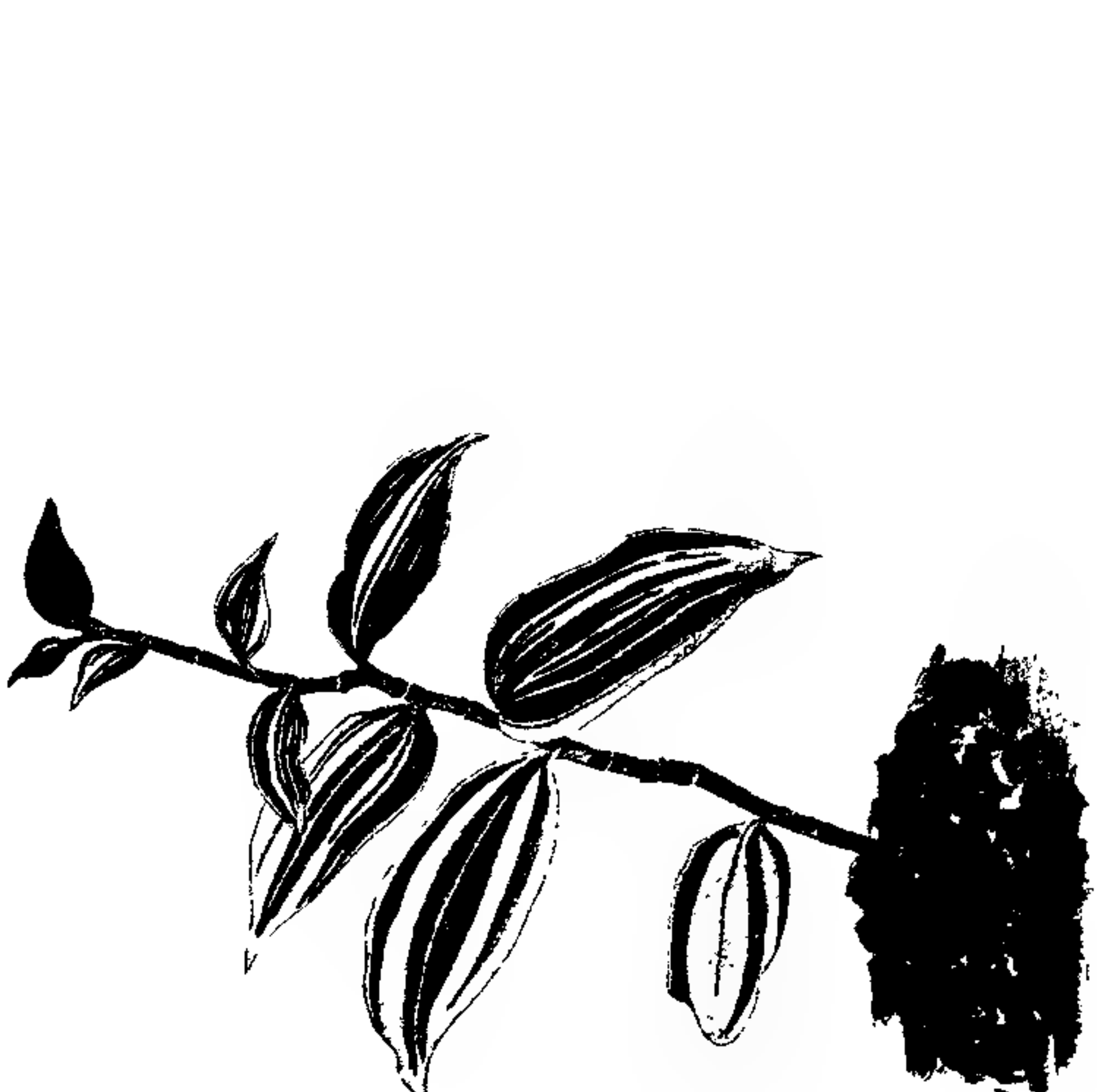


Fig. 1

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

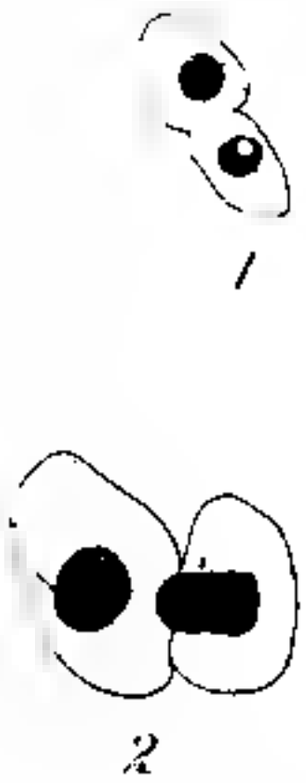
J. B. Obernetter, München, reprod

Fig. 3

Fig. 4

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

J. B. Obernetter, München, reprod.



1

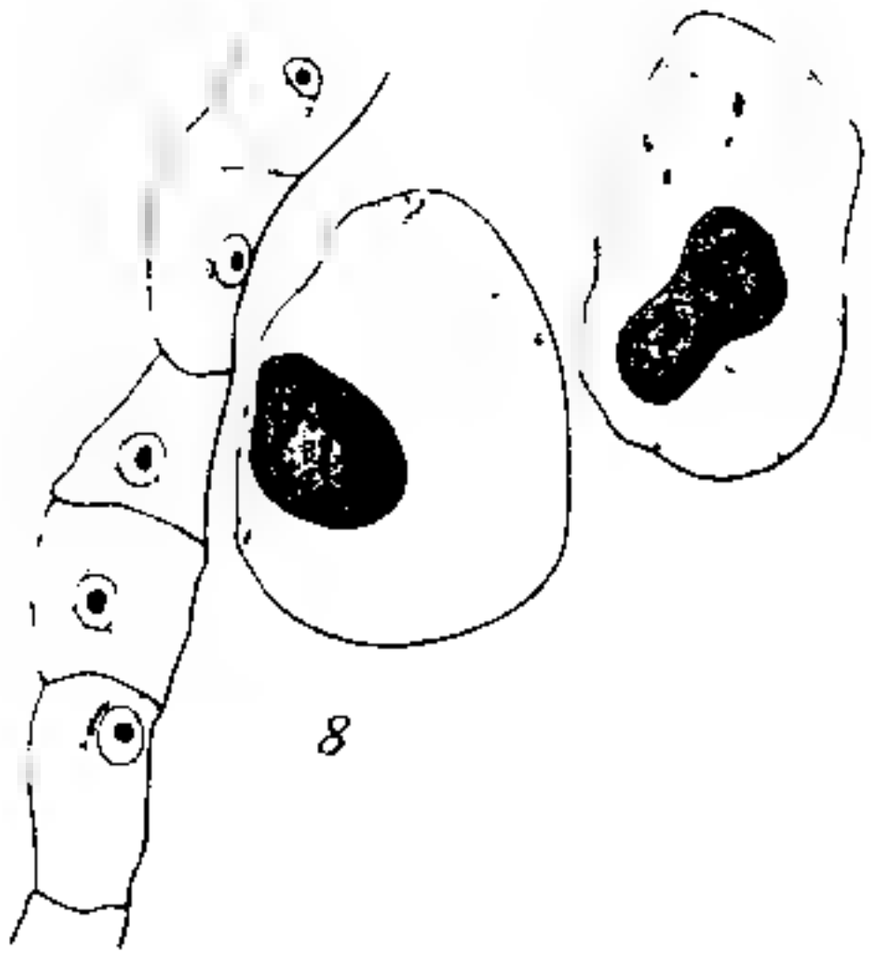
2

3

5

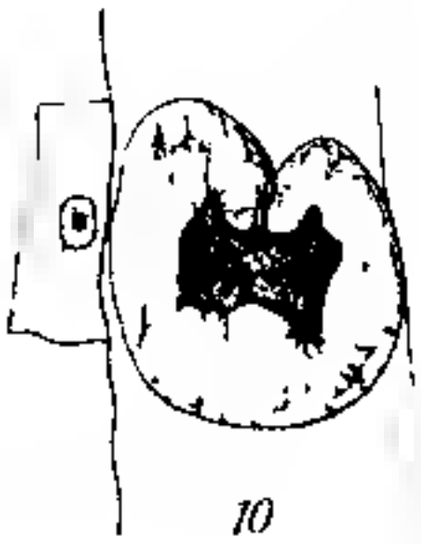
6

7

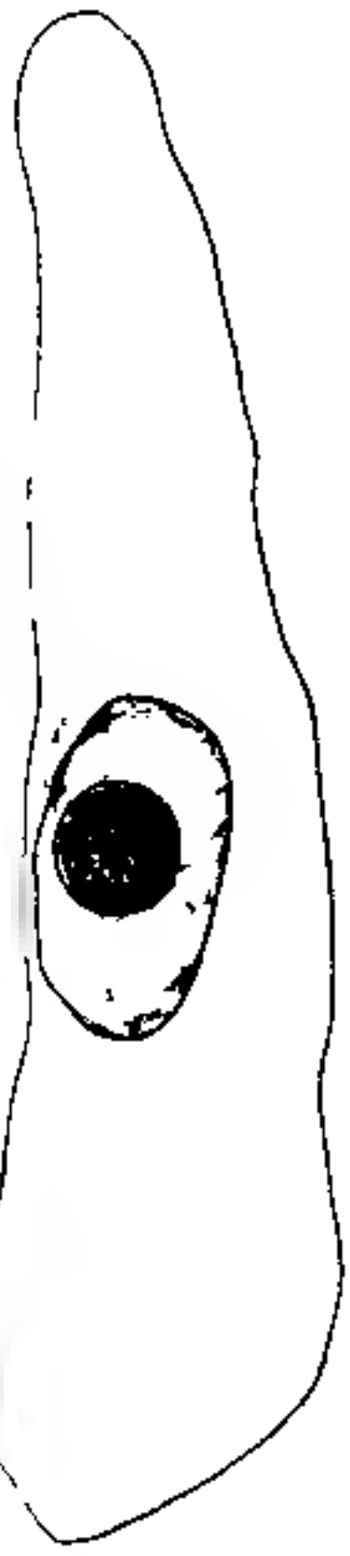


8

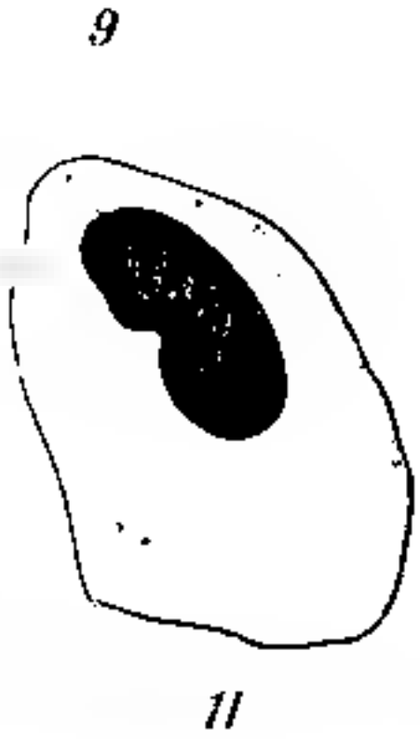
9



10



4



11

12

E Lade Lith. Inst. Berlin

Verlag von **Gustav Fischer** in Jena

Scheitelzellsegmentierung und Blattstellung der Laubmoose.

Von **Edmund M. Merl.**

(Mit 13 Figuren im Text.)

Die Vorgänge, die bei vielen Laubmoosen statt der gemäß dem Wachstum mit dreischneidiger Scheitelzelle zu erwartenden $^1/_3$-Stellung Blattstellungen einer höheren Divergenz bedingen, sind trotz der umfangreichen bereits hierüber vorhandenen Literatur noch immer nicht genügend geklärt. Lange Zeit war die Lorentz'sche Theorie[1]) die herrschende, die jene Abweichungen dem eigenartigen Teilungsmodus der Scheitelzelle des Laubmoosstämmchens zuschrieb. Die jüngste von der Scheitelzelle abgetrennte Segmentwand pflegt nämlich bei den hier in Frage kommenden Moosen nicht, wie es bei der dreiseitigen Scheitelzelle höherer Kryptogamen die Regel ist, parallel zur viertletzten zu verlaufen, sondern „greift in anodischer Richtung vor", wodurch das neue, sich zum Blatt entwickelnde Segment schon bei seiner Anlage eine asymmetrische Gestalt erhält. Correns[2]) zeigte an der Hand von Winkelmessungen und Winkelkonstruktionen, daß dieser Umstand zur Erklärung der tatsächlich bestehenden Divergenz nicht genügt. Vielmehr macht er nachträgliche seitliche Verschiebungen der Segmente noch innerhalb der Scheitelregion, hervorgerufen durch asymmetrisches Wachstum des einzelnen Segments und die daraus resultierende Torsion für das Zustandekommen größerer Divergenzen verantwortlich. Correns hat für diesen Vorgang den Ausdruck „Scheiteltorsion" eingeführt. In seinen Folgerungen weitergehend, spricht er die Vermutung aus, daß das Vorgreifen der Innenkante des jüngsten Segments nicht von Anfang an gegeben ist, sondern daß diese Wand ursprünglich parallel zur viertletzten angelegt wird und erst durch nachträgliches asymmetrisches Wachstum des Segments die in anodischer Richtung vorgreifende Stellung erhält. Diese Annahme fand eine Stütze an den Untersuchungen Seckt's[3]), der tatsächlich Parallelität der erwähnten Segmentwände bei einigen Moosscheiteln zu finden glaubte und die Gültigkeit der Schwendener'schen Theorie auch für die

1) Lorentz, P. G., Moosstudien. Leipzig 1864, pag. 21.

2) Correns, C., Über Scheitelwachstum, Blattstellung und Astanlagen des Laubmoosstämmchens. Festschrift für Schwendener. Berlin 1899.

3) Seckt, H., Beiträge zur mechanischen Theorie der Blattstellungen bei Zellenpflanzen. Botan. Zentralbl., Beihefte, Bd. X (1901).

Laubmoose, die von Goebel[1]) abgelehnt worden war, zu beweisen suchte. Daß Seckt's Untersuchungen jedoch noch keine endgültige Erledigung der alten Streitfrage bedeuten, bemerkte bereits Giesenhagen[2]). Goebel[3]) erklärt im Gegensatz zu Correns und Seckt die Scheiteltorsion lediglich durch Wachstum der Sproßachse nicht durch irgendwelche hypothetischen Druckverhältnisse zwischen den Blättern untereinander oder mit der Sproßachse. Er stellt den Vorgang als analog den spirotrophen Stengeltorsionen verschiedener Monokotylen gegenüber. Bezüglich des Wachstums der Scheitelzelle[4]) weist er darauf hin, daß die Annahme Seckt's jedenfalls keine allgemeine Gültigkeit haben kann, da bei manchen Moosen die Innenkante des jüngsten Segments eine Stellung einnimmt, die niemals aus einer zur viertletzten Wand parallelen hervorgegangen sein kann. Hinsichtlich weiterer, namentlich älterer Literatur sei auf die Zitate bei den genannten Autoren verwiesen.

Ziel der vorliegenden Untersuchungen wird im wesentlichen sein zu prüfen, wie die jüngste Segmentwand der Scheitelzelle sich bildet und welche Schlüsse sich daraus für die Beurteilung der Frage der Scheiteltorsion ziehen lassen.

Material und Methode.

Gegen Seckt's Arbeit läßt sich hauptsächlich geltend machen, daß sie sich auf ein zu geringes Untersuchungsmaterial stützt. Es war daher mein Bestreben, bei einer möglichst großen Anzahl von Moosen verschiedener Gattungen und Familien die Scheitelzellen zu untersuchen. Bis auf einiges von Herrn Geheimrat v. Goebel gütigst zur Verfügung gestelltes Material von Dawsonia und einem amerikanischen Pogonatum wurden nur häufigere, einheimische Arten verwendet. Das Material wurde, wenn irgendmöglich, im Freien gesammelt, da bei den anormalen Bedingungen der Laboratoriumskultur — Feuchtkultur usw. — eventuelle unkontrollierbare Beeinflussungen des Scheitelwachstums nicht ausgeschlossen waren. Wo daher kultivierte Pflanzen herangezogen wurden, wird dies angegeben sein. Ferner halte ich es für wichtig, genau die Zahl der jeweils untersuchten Scheitelzellen anzugeben, da nur so sich entscheiden läßt, ob zweifellos auch vorkommende Abnormitäten oder regelmäßig auftretende Fälle vorliegen. — Die zweckmäßigste Methode

1) Goebel, K. v., Organographie. 1. Aufl. Jena 1898, pag. 352.

2) Giesenhagen, K., Studien über die Zellteilung im Pflanzenreich. Stuttgart 1905, pag. 86.

3) Goebel, K. v., Organographie. 2. Aufl., Jena 1913, I. Teil, pag. 207.

4) Goebel, K. v., Organographie, 2. Aufl., Jena 1915, II. Teil, pag. 794.

zur Bearbeitung eines größeren Materials ist die Einbettung der Objekte in Paraffin und Zerlegung in genügend dünne Serienschnitte. Die Schnittdicke meiner Präparate betrug stets 5 μ. Als Fixierungsmittel bewährte sich Juel'sche Lösung (in der schwächer alkoholischen [50%igen] Form). Nur bei Sphagnum verwandte ich schwache Flemming'sche Lösung. Um unnötiges Aufkleben allzulanger Schnittbänder zu vermeiden, empfiehlt sich Stückfärbung mit Eosin und Durchmustern der unaufgeklebten Bänder unter dem Mikroskop. Als Färbemittel gebrauchte ich Hämatoxylin nach Ehrlich mit darauffolgender Behandlung der gut differenzierten Präparate mit Lichtgrün — Nelkenöl zum Zweck der Membranfärbung.

Es folgt hier eine Übersicht über die von mir bearbeiteten Moose nach ihrer Familienzugehörigkeit geordnet.

I. Bryales: A. Acrocarpi:	Dicranaceae:	Distichium capillaceum.
		Dicranum scoparium.
		Dicranella heteromalla.
	Leucobryaceae:	Leucobryum glaucum.
	Pottiaceae:	Barbula paludosa.
	Bryaceae:	Bryum cirratum.
		Rhodobryum roseum.
	Mniaceae:	Mnium rostratum.
		„ punctatum.
		„ undulatum.
	Aulacomniaceae:	Aulacomnium palustre.
	Weberaceae:	Diphyscium sessile.
	Polytrichaceae:	Polytrichum juniperinum.
		„ strictum.
		Pogonatum sp.
		Catharinaea undulata.
	Dawsoniaceae:	Dawsonia superba.
B. Pleurocarpi:	Leucodontaceae:	Leucodon sciuroides.
	Neckeraceae:	Neckera crispa.
		„ complanata.
		Homalia trichomanoides.
	Leskeaceae:	Thuidium recognitum.
	Hypnaceae:	Hypnum molluscum.
		Scleropodium purum.
		Hylocomium splendens.
		„ triquetrum.
II. Sphagnales:	———	Sphagnum sp.

Distichium capillaceum.

Diese Art gehört nach Correns (a. a. O.) zu den wenigen zweizeilig beblätterten mit zweischneidiger Scheitelzelle wachsenden Laubmoosen. Meine an drei Stämmchen vorgenommenen Untersuchungen bestätigten die Richtigkeit der Correns'schen Angaben. Die Art schaltet also für unsere Zwecke aus.

Dicranum scoparium.

Dicranum wurde bereits von Seckt untersucht. Schimper[1]) gibt als Blattstellung bei zwei anderen Arten derselben Gattung $^3/_8$, bei einer dritten $^5/_{13}$ an. Bei meinen Querschnittpräparaten ergab sich (bei sieben Scheiteln) eine Divergenz von annähernd $^4/_{11}$, in zwei Fällen nach $^3/_8$ neigend. Eine absolut genaue Bestimmung war mir natürlich weder bei dieser noch einer der später angeführten Arten möglich, schon weil ein genauer Mittelpunkt des Scheitels sich nicht angeben läßt, also Bestimmung der Divergenzen durch Winkelmessungen stets mehr oder minder willkürlich beeinflußt ist, die anderen Methoden der Divergenzbestimmung aber ebenfalls nur relativ genaue Werte liefern können. Übrigens sind diese Befunde ja für die engere Frage nicht von Bedeutung.

Seckt gibt an, er habe bei Dicranum scoparium Parallelität zwischen jüngster und viertältester Segmentwand vorgefunden. Hier bedarf zunächst ein für allemal der Ausdruck „Parallelität" in dieser Anwendung einer Kritik.

Er enthält die stillschweigende Voraussetzung, daß es zulässig sei, die gebogenen Linien der Segmentwände in den einzelnen Schnittbildern durch Gerade zu ersetzen. Auch Correns verwendet diese Methode, in der Annahme, daß die stets vorhandene Durchbiegung erst sekundär erfolgt sei: den Beweis hierfür hat bis jetzt noch niemand erbracht und damit wird auch besser jene auf dieser Vermutung gegründete Methode zu vermeiden sein, zumal, wie wir noch sehen werden, der eigenartige Verlauf der Wände sehr zu ungunsten obiger Annahme spricht. Statt der Bezeichnung „parallel" oder „nicht parallel" soll also in diesem Zusammenhang die alte Bezeichnung „in anodischer Richtung nicht vorgreifend, bzw. vorgreifend" gebraucht werden. — Die untersuchten Sprosse zeigten die jüngste Scheitelzellwand deutlich in anodischer Richtung vorgreifend und zwar sowohl bei den drei Fällen, wo im

1) Schimper. W. P., Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. Strasbourg 1848.

jüngsten Segment noch keine weitere Teilung vorlag, wie in den übrigen vier Fällen, die bereits Teilungen hatten. Das Vorgreifen war so klar, daß von Parallelität selbst beim Heraussuchen einer besonders günstigen Schnitthöhe nicht gesprochen werden konnte. Die Bilder wichen stark von Seckt's Figuren ab. Ein gradueller Unterschied im Vorgreifen der jüngsten Segmentwand an den verschieden alten Sprossen war nicht zu bemerken.

Dicranella heteromalla.

Die Blattstellung der drei untersuchten Exemplare betrug $^3/_8$, bei einem mit Neigung nach $^2/_5$ in den obersten Schnittlagen der Serie. Bei zwei Sprossen waren im jüngsten Segment bereits Teilungen vorhanden, beim dritten fehlten solche noch. Gleichwohl war die jüngste Segmentwand auch in diesem Falle, wie in den beiden anderen in anodischer Richtung vorgreifend.

Leucobryum glaucum.

Von den vier untersuchten Scheiteln hatten alle $^3/_8$-Stellung. Die jüngsten Segmente waren alle bereits geteilt. Die jüngste Scheitelzellwand war anodisch vorgreifend. Von der „Parallelität", die Seckt angibt, konnte ich nichts bemerken. Daß in diesem Falle die jüngsten Segmente schon ein längeres Wachstum seit ihrer Abtrennung von der Scheitelzelle hinter sich hatten, ist richtig. Trotzdem sind nach den oben bei Dicranum und Dicranella gemachten Erfahrungen, die durch die folgenden Untersuchungen sich bestätigten, die Resultate nicht wertlos.

Barbula paludosa.

Die Blattstellung schwankte an den sieben vorliegenden Sprossen zwischen $^3/_8$ und $^4/_{11}$. Die Innenkante des jüngsten Segments war in drei Fällen deutlich anodisch vorgreifend, in vier Fällen konnte man ein Vorgreifen nicht klar wahrnehmen. Dabei schien das Alter der Segmente keine Rolle zu spielen, denn zwei der nicht vorgreifenden Segmente waren bereits geteilt, eines ungeteilt, beim vierten war das Bild undeutlich. Von den vorgreifenden Segmenten waren zwei ungeteilt, das dritte geteilt.

Bryum cirratum.

Dies Moos bot im wesentlichen dasselbe Bild, wie die schon besprochenen Arten. Im ganzen gelangten 14 Sprosse zur Untersuchung. Bei sieben war das jüngste Segment noch ungeteilt, bei den übrigen

geteilt. Ich habe bisher noch nichts über die Form der das jüngste Segment von der Scheitelzelle trennenden Wand gesagt, wiewohl eigentlich Wandstellung und Wandgestalt hier kaum zu trennen sind. Bei dieser Art, die sich aus technischen Gründen besser zur Untersuchung eignete, sei dies daher an der Hand einiger Zeichnungen nachgeholt. Fig. 1 *a*—*g* stellt eine Reihe von Schnitten durch eine Scheitelzelle dar, deren jüngstes Segment noch einzellig ist. Wie in allen übrigen Prä-

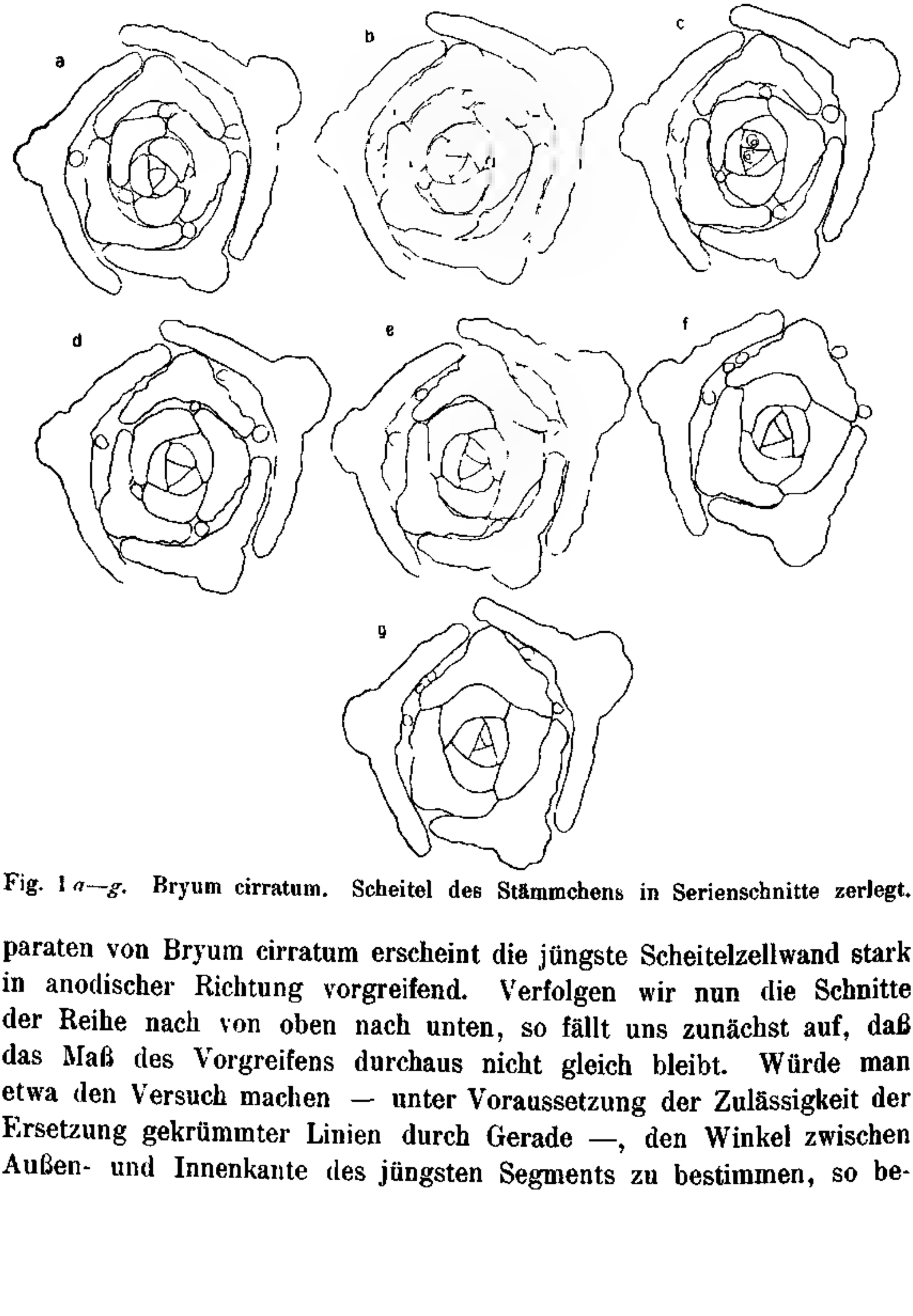


Fig. 1 *a*—*g*. Bryum cirratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

paraten von Bryum cirratum erscheint die jüngste Scheitelzellwand stark in anodischer Richtung vorgreifend. Verfolgen wir nun die Schnitte der Reihe nach von oben nach unten, so fällt uns zunächst auf, daß das Maß des Vorgreifens durchaus nicht gleich bleibt. Würde man etwa den Versuch machen — unter Voraussetzung der Zulässigkeit der Ersetzung gekrümmter Linien durch Gerade —, den Winkel zwischen Außen- und Innenkante des jüngsten Segments zu bestimmen, so be-

käme man beträchtlich schwankende Werte. Daraus geht klar die Unrichtigkeit der Methode hervor, das jeweils gerade am deutlichsten hervortretende Einstellungsbild bei einem Aufhellungspräparat zu vergleichenden Messungen zu benützen. Wir haben es hier eben nicht mit Ebenen, sondern mit gekrümmten, noch dazu höchst kompliziert gekrümmten Flächen zu tun und wie diese, so verhalten sich in mehr oder weniger starkem Maße alle von mir untersuchten Moose. Vergleichen wir Schnitt *a* mit *g*, so sehen wir, daß die Innenkante des jüngsten Segments in *a* konkav nach innen, in *g* dagegen konvex nach innen ist, die dazwischen liegenden Schnitte zeigen den allmählichen Übergang. Diese Erscheinung kehrt bei fast allen Moosen wieder, bei anderen Arten sogar noch schöner als hier. Ein Längsschnitt durch die Wand würde also ein S-förmiges Bild von ihr ergeben. Die Wand muß somit eine windschief gebogene Fläche sein, im oberen Teil konkav, im unteren konvex nach innen. Zu dieser Krümmungsart kommt aber hier offenbar noch eine zweite, die sich in einer scharfen Drehung des ganzen Segments äußert und am stärksten bei den jüngsten, innersten Segmenten, am schwächsten bei den ältesten, äußeren zu erkennen ist. Fig. 1 *a*—*g* zeigt, wenn man versucht, die oberen Schnitte mit den unteren zur Deckung zu bringen, dies sehr deutlich.

Rhodobryum roseum.

Fünf Sproßspitzen kamen zur Untersuchung. Alle zeigten einen ähnlichen Typ wie die bisher besprochenen. Schimper (a. a. O.) gibt die Blattstellung mit $^5/_{13}$ an. Ich fand in zwei Fällen $^5/_{13}$, in zwei annähernd $^3/_8$-Stellung. Der Scheitel ist hier sehr flach, so daß sich nur die jüngsten Segmente gut im gleichen Querschnitt verfolgen lassen. Das jüngste Segment war in allen Fällen bereits geteilt, die Innenkante in anodischer Richtung vorgreifend.

Mnium rostratum.

Hier ist zu unterscheiden zwischen den zarteren Ausläufern und den orthotropen Hauptsprossen. Bei den Hauptsprossen konnte ich zwei verschiedene Typen der Scheitelzellteilung feststellen, deren Vorkommen bei ein und demselben Moos zunächst sonderbar erscheint. Der eine ist der uns von den bisher behandelten Formen her bekannte: Die Scheitelzelle ist auf allen Schnitten dreiseitig, die Innenkante greift in anodischer Richtung vor (Fig. 2 *a*—*h*). Fig. 3 repräsentiert den anderen Typ. Schnitt *a*—*f* folgen noch dem Schema 1. In Schnitt *g* dagegen springt die Innenkante des jüngsten Segments von Wand 2 auf 4 über,

wodurch die Scheitelzelle eine fünfkantige Gestalt erhält, da bei der vorhergehenden Segmentierung der Vorgang sich in gleicher Weise abspielte. Schnitt *h* zeigt noch dasselbe Bild. Bei Schnitt *i* tritt aber die Innenkante von Wand 4 wieder auf Wand 2 zurück. Die jüngste Scheitelzellwand ist also auch hier windschief und zwar ist der Krümmungsmodus derselbe wie der oben besprochene: im oberen Stück

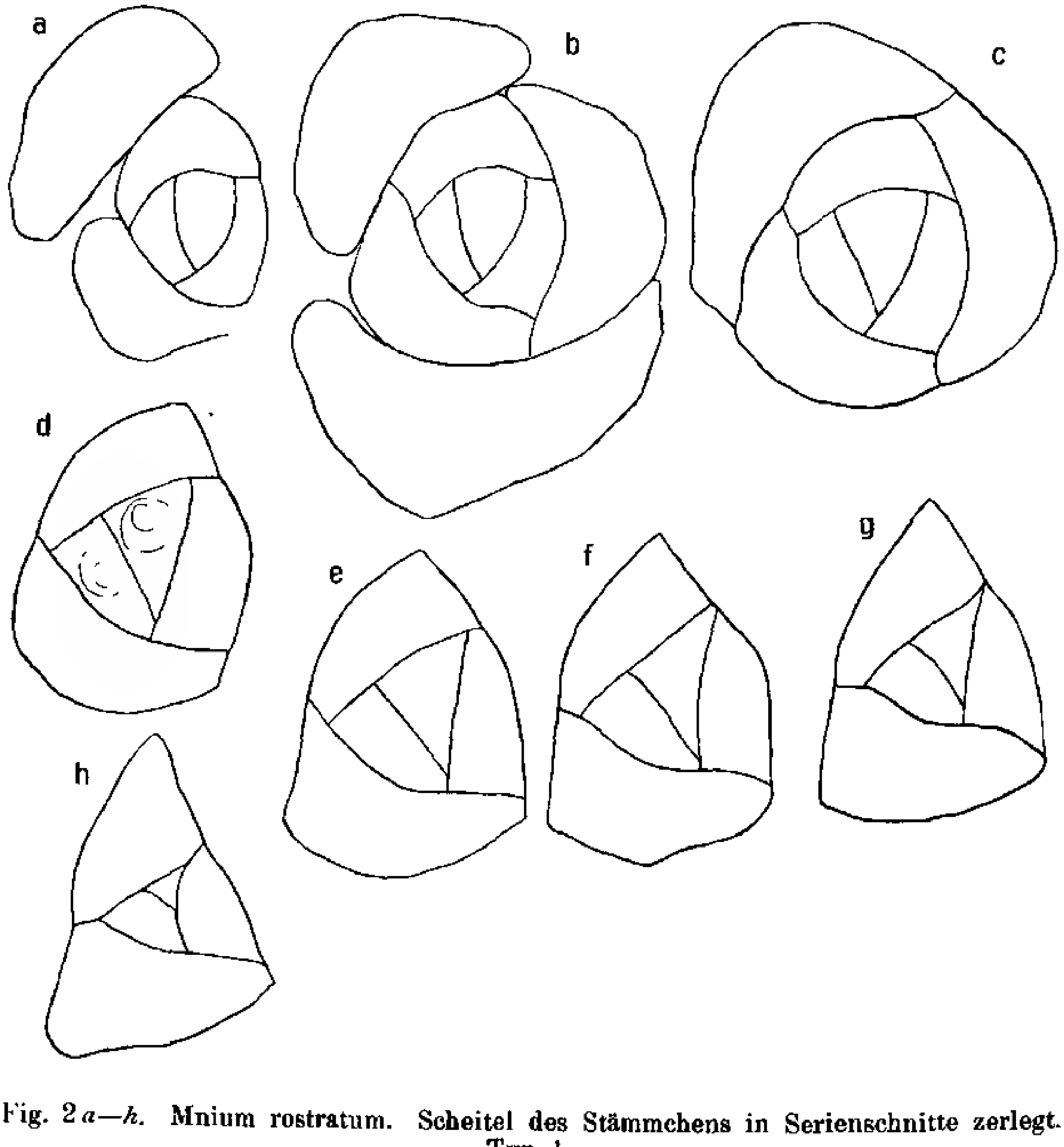


Fig. 2 *a—h*. Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt. Typ 1.

ist die Wand nach innen konkav, im unteren nach innen konvex, nur daß die rückläufige Krümmung so stark ist, daß die Wand gar nicht mehr Wand 2 trifft, sondern Wand 4. — Auch die Drehung der ganzen inneren Segmente ließ sich beim Versuch einen der obersten Schnitte mit einem der untersten zur Deckung zu bringen erkennen, wenn sie

auch viel weniger augenfällig ist als in Fig. 1. Daß ein solcher Verlauf der Wand niemals aus einer „parallelen" Wandstellung hervorgegangen sein kann, ist wohl nicht weiter auszuführen. Ein ähnliches Scheitelzellbild hat zuerst Hofmeister[1]) von einem Polytrichum formosum gegeben. Da indes der Fall nur einmal erwähnt wurde, hat man ihm leider nicht die prinzipielle Bedeutung beigemessen, die ihm zukommt. Goebel (a. a. O. 1915) bringt eine Abbildung von Catharinaea undulata (s. unten), die dieselben Verhältnisse aufweist.

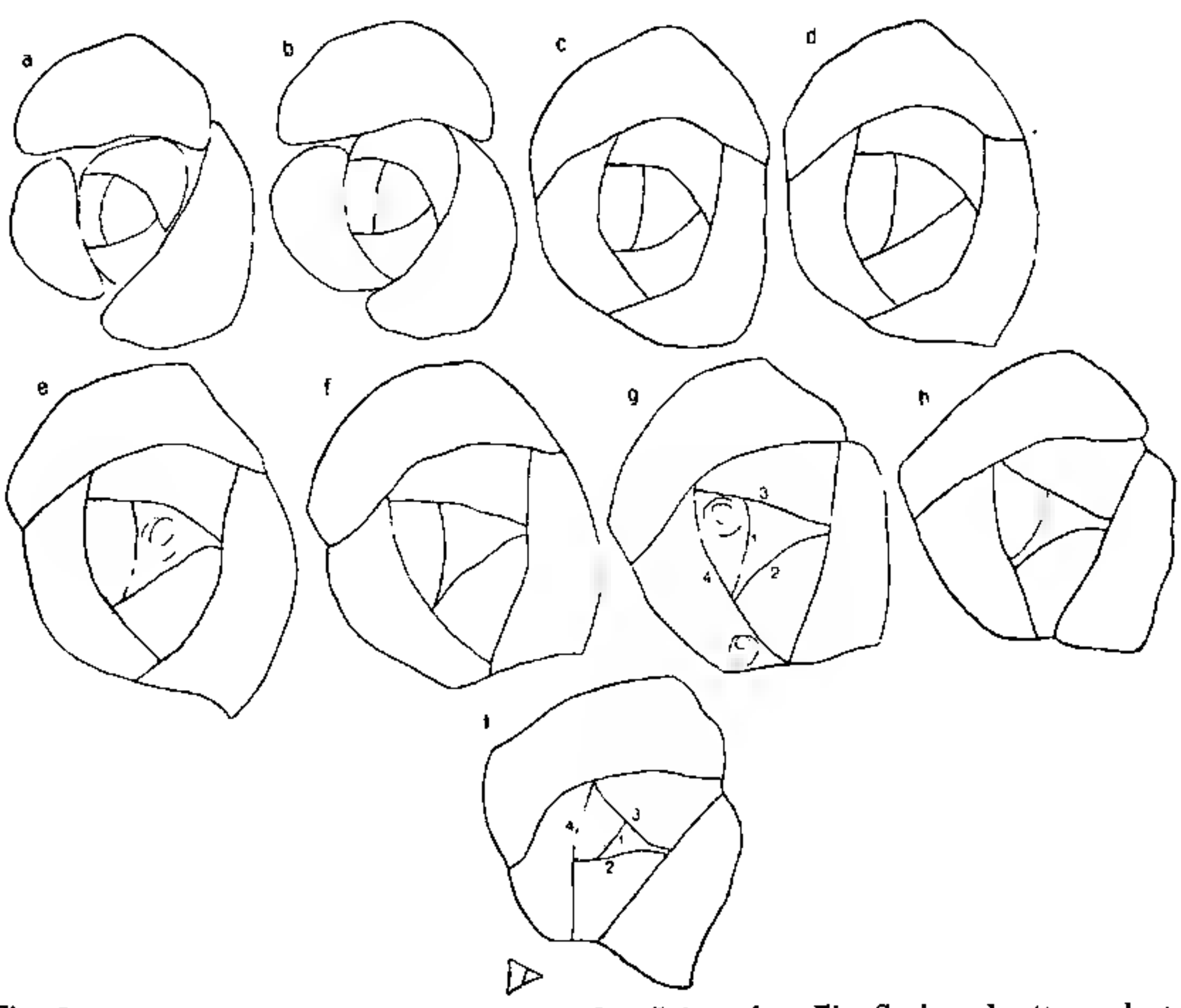


Fig. 3 *a—i*. Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt. Typ 2.

Es wäre nun zu untersuchen, ob das Vierkantigwerden der Scheitelzelle von irgendwelchen äußeren Faktoren abhängt, ob hier nur vereinzelt vorkommende Abnormitäten vorliegen oder ob sich solche Fälle auch bei anderen Moosen regelmäßig finden.

Ich habe im ganzen 16 Hauptsprossen von Mnium rostratum beobachtet, sämtliche Schnitte gezeichnet und habe um womöglich die

---

1) Hofmeister, W., Über die Zellenfolge im Achsenscheitel der Laubmoose. Bot. Ztg. 1870, pag. 461.

Scheitelzellen hinsichtlich ihres relativen Alters zwischen zwei Teilungsschritten zu vergleichen die Dreiecksseiten in der Zeichnung an der Stelle, an der die Scheitelzelle den größten Umfang besaß, gemessen. Natürlich sind derartige Messungen höchst ungenau; denn es muß dabei die gekrümmte Dreiecksseite durch eine Gerade ersetzt werden, die Wahl der betreffenden zu messenden Schnittstelle beruht auf Schätzung, im Falle von Vier- bzw. Fünfkantigkeit wurde das sehr kurze vierte Seitenstück vernachlässigt; außerdem ist noch nicht bekannt, ob das Wachstum der Scheitelzelle nach oben und nach den Seiten gleichmäßig erfolgt, es wäre denkbar, daß noch ein Wachstum nach oben stattfindet, nachdem das Wachstum in die Breite bereits aufgehört hat, und schließlich passieren alle diese Vergleiche auf der Annahme, daß das Scheitelzellwachstum zwischen zwei Teilungschritten konstant ist, d. h. eine neue Teilung erst eintritt, wenn eine als gleichbleibend angenommene Maximalgröße erreicht ist. — Als zweites Kriterium für das Alter der Scheitelzelle habe ich, wie Seckt, das Vorhandensein bzw. Fehlen von Teilungen im jüngsten Segment benützt.

Scheitelzelle Nr.	Seriennummer des gemessenen Schnittes	Seitenlänge in Millimeter Vergr. zirka	Jüngstes Segment		
1	6	43 : 38 : 38	geteilt	Typ 2	Scheitelzelle in Teilung
2	5	46 : 38 : 39	„	„ 1	„ „ „
3		41 : 34 : 36	„	„ 2	
4	4	41 : 34 : 31	ungeteilt	„ 1	
5	4	36 : 31 : 29	„	„ 1	
6	4	35 : 23 : 32	„	„ 1	
7	5	35 : 27 : 29	„	„ 1	
8	5	40 : 32 : 33	„	„ 1	
9	4	39 : 28 : 32	„	„ 1	
10	6	40 : 34 : 36	„	„ 2	
11	5	35 : 35 : 34	„	„ 1	
12	4	34 : 27 : 29	„	„ 2	Scheitelzelle in Teilung
12 + 1. Segment	4	41 : 34 : 37			
13	5	43 : 31 : 39	geteilt		
14	4	44 : 32 : 36	„	„ 2	
15	6	43 : 29 : 34	ungeteilt	„ 2	
16	4	40 : 30 : 35	„	„ 2	

Aus dieser Übersicht ergibt sich, daß zwischen Größe bzw. Alter der Scheitelzelle und Übergreifen der Segmentwände keinerlei Beziehungen bestehen; auch bezüglich des Maßes des Vorgreifens in anodischer Richtung zeigt sich in dieser Reihe keinerlei Zusammenhang mit Größe bzw. Alter der Scheitelzelle, wenn auch hier aus den schon bei Bryum angeführten Gründen der Vergleich nur auf Schätzung

beruhen konnte. Fig. 4 *a—i* stellt eine bereits ältere Scheitelzelle (Segment zweigeteilt!) dar, die jedenfalls kein stärkeres anodisches Vorgreifen aufweist als die beiden in Fig. 2 und 3 abgebildeten jüngeren Scheitelzellen. — Die Häufigkeit des Vorkommens von Typ 2 lehrt, daß es sich um keine Abnormität, sondern um einen ebenso normalen Vorgang wie bei Typ 1 handelt und ich vermute, daß beide Typen auch durch Übergänge verbunden sind, denn bei anderen Moosen fand ich öfters ein Ansetzen der jüngsten Wand in der Ecke zwischen Wand 2 und 4.

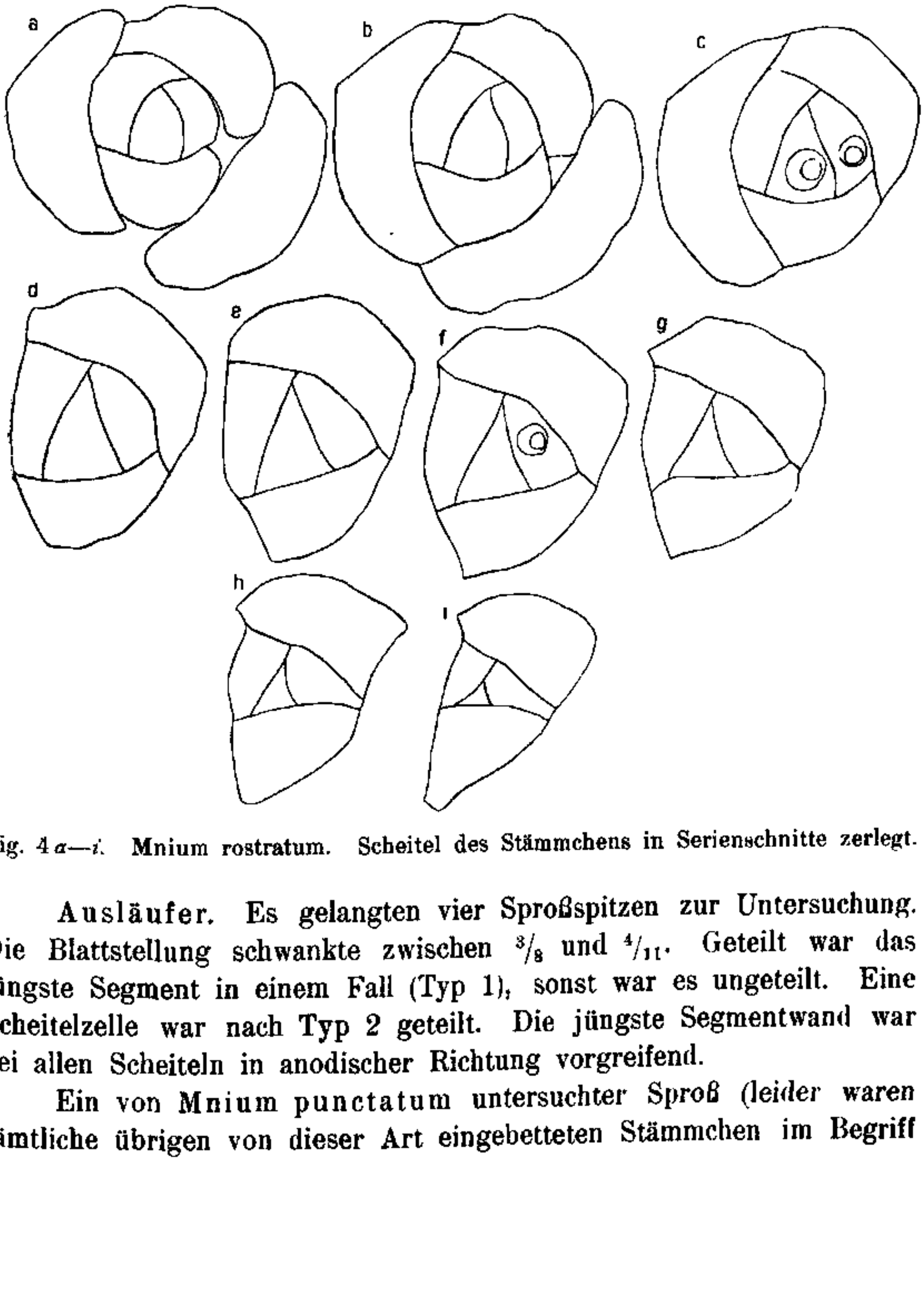


Fig. 4 *a—i*. **Mnium rostratum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.**

Ausläufer. Es gelangten vier Sproßspitzen zur Untersuchung. Die Blattstellung schwankte zwischen $^3/_8$ und $^4/_{11}$. Geteilt war das jüngste Segment in einem Fall (Typ 1), sonst war es ungeteilt. Eine Scheitelzelle war nach Typ 2 geteilt. Die jüngste Segmentwand war bei allen Scheiteln in anodischer Richtung vorgreifend.

Ein von Mnium punctatum untersuchter Sproß (leider waren sämtliche übrigen von dieser Art eingebetteten Stämmchen im Begriff

zur Bildung von Sexualorganen überzugehen) zeigte ebenfalls eine vorgreifende jüngste Segmentwand, Teilung im jüngsten Segment, Blattstellung $^3/_8$.

Mnium undulatum.

Von vier Hauptsprossen besaßen drei noch ungeteilte jüngste Segmente. Die Blattstellung war $^3/_8$—$^4/_{11}$. Die Innenkante des jüngsten Segments griff stets in anodischer Richtung vor. Herrschend war Typ 1. Typ 2 habe ich bei Mnium undulatum nicht beobachtet, indes mag er auch hier vorkommen. Für die „ramuli" gibt Schimper $^2/_5$-Stellung, im Gegensatz zur $^3/_8$-Stellung der Hauptsprosse an. Jedoch habe ich diese Angabe nicht nachgeprüft.

Etiolierte Sprosse von Mnium undulatum.

Die Untersuchung der Abhängigkeit des Verlaufs der fraglichen Segmentwand von äußeren Bedingungen beschränkte sich auf einige Versuche mit stark veränderten Ernährungsbedingungen. So wurde, um womöglich Blattstellung und Scheitelzellsegmentierung zu beeinflussen, eine Kultur von Mnium undulatum über 2 Monate in Feuchtkultur, halb verdunkelt, gehalten. Die stark etiolierten nur mehr schuppenartigen blättchentragenden Sprosse (untersucht sieben) hatten eine Blattstellung von $^4/_{11}$—$^3/_8$. Das jüngste Segment war in drei Fällen geteilt, bei den übrigen ungeteilt, seine Innenkante stets in anodischer Richtung vorgreifend. Die Scheitelzelle war nach Typ 1 gebaut. Das Etiolement hatte also in diesem Falle keine Veränderung der Scheitelzellsegmentierung zur Folge.

Aulacomnium palustre.

Das Material sammelte ich im Gewächshaus zwischen Sphagnumpolstern. Wir werden hier zwischen Tragsprossen und Brutblattträgern zu unterscheiden haben. An den Tragsprossen war die Blattstellung $^5/_{13}$ bzw. $^7/_{18}$. Das jüngste Segment war in allen Fällen ungeteilt. Die Scheitelzelle zeigt durchweg den Typ 2 und da der Schnittpunkt von Wand 1 mit 4 durchschnittlich im Verhältnis weiter von der Ecke entfernt liegt, wie bei Mnium rostratum, da ferner das Übergreifen der jüngsten Segmentwand von Wand 2 auf 4 schon nahe der Sproßspitze erfolgt, so erhalten wir ein ähnliches Bild, wie es (s. unten) für Thuidium recognitum gegeben ist. Scheitelzellen dieser Form leiten sich zwar nach ihrer Teilungsart von der dreischneidigen Scheitelzelle ab, verdienen aber ihrer Gestalt nach kaum mehr diesen Namen. Der

von Seckt abgebildete Scheitel von Aulacomnium palustre ist mir nur verständlich, wenn ich annehme, daß Seckt die allerhöchste Ansicht einer vielleicht noch abnormen Scheitelzelle wiedergibt.

Denn auch Brutäste, bei denen ich noch am ehesten ähnliche Bilder erwartet hätte, waren genau nach dem Schema der Hauptäste am Scheitel segmentiert. Von fünf mir vorliegenden Präparaten zeigen zwei eine Blattstellung nach $^{7}/_{18}$, zwei nach $^{5}/_{13}$, im fünften Falle war die Blattstellung unregelmäßig (möglicherweise durch ähnliche Vorgänge veranlaßt, wie bei Aulaconium androgynum (s. Goebel, Organogr., 1915, pag. 837).

Diphyscium sessile.

Leider war fast mein gesamtes Material in Bildung von Sexualorganen begriffen, jedoch fand sich ein Präparat, das die Verhältnisse bei der Scheitelzellteilung sehr klar zeigte. Die Blattstellung war $^{3}/_{8}$. Das jüngste Segment bestand nur aus einer Zelle. Die Scheitelzelle war fünfkantig (also Typ 2), und zwar trat das Übergreifen der Innenkante des Segments schon so nahe der Spitze ein, daß die Scheitelzelle eigentlich in keiner Schnitthöhe eine dreischneidige Form aufwies.

Polytrichum juniperinum.

Bei diesem Moos untersuchte ich teils ganz junge eben vom Protonema gebildete Pflänzchen, teils ausgetriebene Astanlagen einiger in ca. 1 mm lange Stückchen zerschnittener Stämmchen, die ich auf feuchten Torf ausgelegt hatte.

Goebel[1]) stellte für Dawsonia superba bei jungen Pflanzen $^{1}/_{3}$-Stellung fest. Es lag nun die Annahme nahe, daß sich auch unser einheimisches Polytrichum ähnlich verhalte. Indes ergab sich, daß die von Polytrichum juniperinum aus dem Protonema gezogenen Pflanzen bereits Divergenzen höherer Ordnung hatten und daß bei allen untersuchten Scheitelzellen dieser Art die Innenkante deutlich in anodischer Richtung vorgreifend war. Und zwar zeigten von den Protonemapflänzchen fünf Scheitelzellen nach Typ 1, zwei Scheitelzellen nach Typ 2.

Der Versuch mit den Astanlagen sollte eine Veränderung der Blattstellung bzw. des Segmentierungsmodus der Scheitelzelle bezwecken, herbeigeführt durch die geringe Masse der zur Verfügung stehenden Baustoffe. Statt der erwarteten $^{1}/_{3}$-Stellung und Scheitelzellen mit anodisch nicht vorgreifender Segmentwand fand sich bei allen (acht) Stämmchen bereits stark gedrehte Blattstellung und Scheitelzelltyp 2.

1) Goebel, K. v., Archegoniatenstudien. Flora 1906, pag. 6.

Wie Polytrichum juniperinum verhielt sich Pogonatum sp. (Massachusetts), deren jüngste Sprosse bei der Voruntersuchung eine der $^1/_3$-Stellung nahe kommende Divergenz gezeigt hatten. Die Scheitelzelle bot auf allen Schnitten (untersucht zwei Stämmchen) das gleiche Bild, wie die letzte Art. Die jüngsten Segmente waren noch ungeteilt.

Polytrichum strictum.

Was bei diesen Moosen nicht gelungen war, fand sich unerwartet bei einigen ausgetriebenen Astanlagen unzerstückelter Stämmchen von Polytrichum strictum. Die jungenSprosse, von denen fünf näher untersucht wurden, waren, soweit sich ohne Schnittpräparat sehen ließ, alle nach $^1/_3$ beblättert. Die Schnitte durch denSproßgipfel ergaben jedoch bei vier Exemplaren stets schon eine mehr oder minder gedrehte Blattstellung. Die Scheitelzellen ent-sprachen dem Typ 2. Das jüngste, fünfte Stämmchen aber wies noch nahezu $^1/_3$-Stellung und eine Scheitelzelle auf, deren jüngste Segmentwand auf den oberen Schnittlagen kaum anodisch vorgreifend angelegt war und erst in den tieferen Schnitten stärkere Asymmetrie des jüngsten Segments zeigte (Fig. 5). Allerdings ist auch hier die $^1/_3$-Stellung nur bei den ältesten Blättern des Schnittes noch deutlich, die folgenden jüngeren zeigen bereits die beginnende Drehung. — Es scheint also bei dieser Art im Jugendzustand $^1/_3$-Stellung, verbunden mit einer Scheitelzelle, deren jüngste Segmentwand kaum oder nur

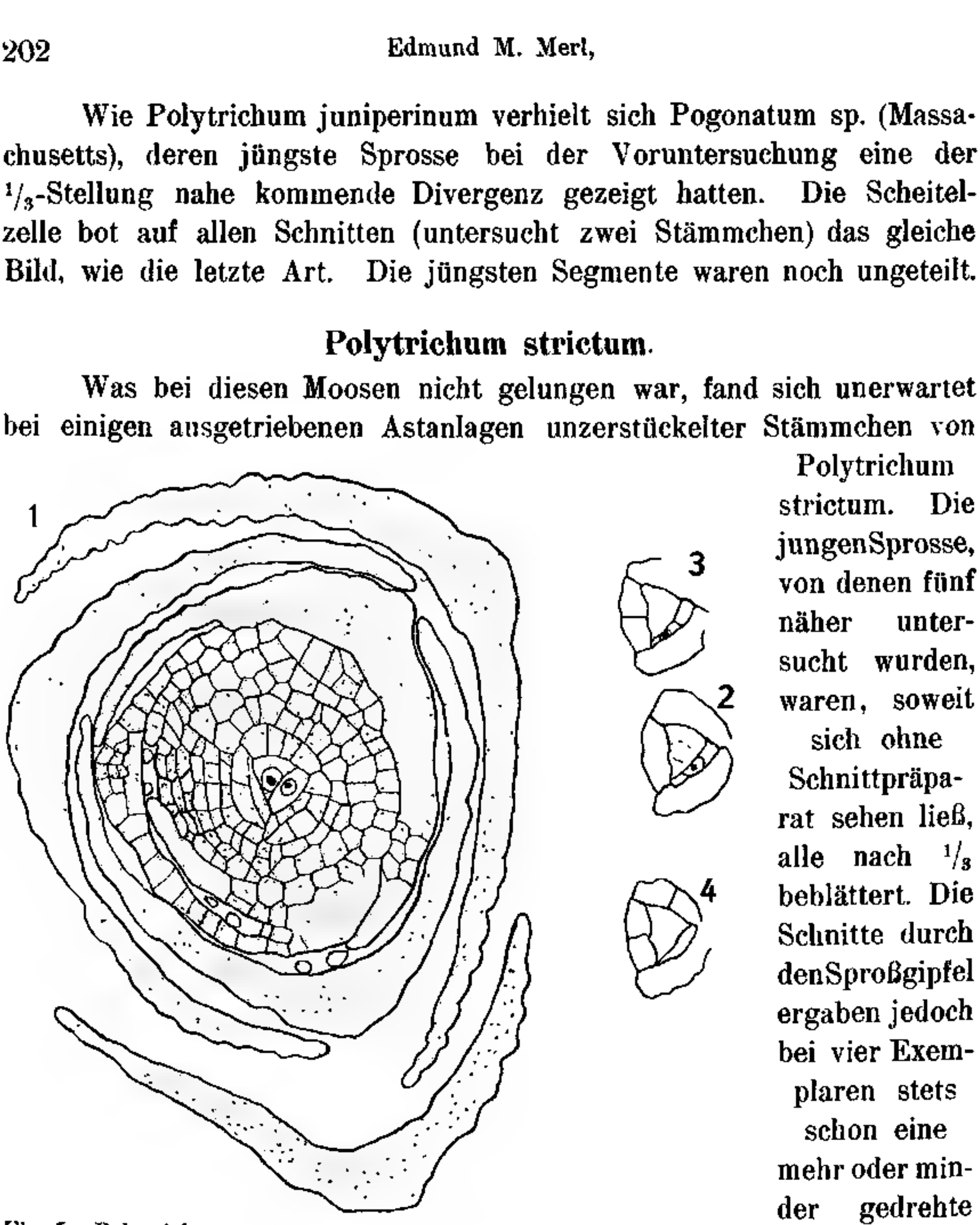


Fig. 5. Polytrichum strictum. *1* Scheitel quer, *2*, *3*, *4* Scheitelzelle auf den nächst tieferen Schnittlagen.

wenig vorgreift, zu herrschen. Im Laufe der Entwicklung geht jedoch dieser Zustand in den über, den wir beim älteren Polytrichumstämmchen zu finden pflegen.

Catharinaea undulata.

Auch hier erschien Typ 2 der herrschende zu sein. Von 18 Scheitelzellen zeigte nur eine einzige den Typ 1. Der Scheitel ist sehr flach, die freie Oberfläche der Scheitelzelle äußerst klein (vgl. Fig. 12) und wie bei Diphyscium ist die Scheitelzelle schon ganz nahe der Spitze vierkantig, etwas weiter unten fünfkantig. Etwa die Hälfte aller untersuchten Scheitel hatte ungeteilte jüngste Segmente. Die Blattstellung war durchweg $^3/_8$.

Dawsonia superba.

Die Art bietet gegenüber Catharinaea und den vorhergehenden kaum Neues. Die Scheitelzelle (untersucht drei Stämmchen) ist kürzer und dem ganz flachen Scheitel sogar leicht eingesenkt. Sonst herrschte die Scheitelzellsegmentierung nach Typ 2. Das jüngste Segment war noch einzellig.

Noch verbreiterter als bei den Acrocarpi scheint das Teilungsschema 2 bei den Pleurocarpi zu sein.

Leucodon sciuroides.

Die Blattstellung der fünf untersuchten Pflänzchen war ungefähr $^8/_{21}$. Das jüngste Segment war nur in einem Falle geteilt. Die Segmentierung erfolgt durchweg nach Typ 2.

Neckera crispa.

Es wurden neun Scheitelzellen untersucht. Bei allen war das jüngste Segment noch einzellig. Die Blattstellung betrug $^3/_8$. Die Art ist insofern bemerkenswert, als hier ebenso wie bei den folgenden zwei Arten ein „komplanates" Laubmoos vorliegt. Gleichwohl ist der Bau der Scheitelzelle nicht von dem bisher behandelten verschieden. Er schließt sich ungefähr dem bei Mnium (Typ 2) herrschenden an. Ebenso wie dort äußert sich die Fünfkantigkeit der Scheitelzelle erst in den tieferen Schnittlagen.

Neckera complanata.

Die Blattstellung schwankte bei vier Exemplaren zwischen $^3/_8$ und $^4/_{11}$. Bei zwei Sprossen, deren jüngstes Segment noch ungeteilt

war, war der Scheitelzellbau wie bei Neckera crispa, also Typ 2 (Fig. 6). Bei zwei Sprossen — jüngstes Segment einmal einzellig, einmal zweizellig — fand ich Typ 1. Die untersuchten Stämmchen waren bedeutend dünner, im Verhältnis, als bei Neckera crispa; es ist möglich, daß auch dort an ganz dünnen Sprossen Typ 1 vorkommt.

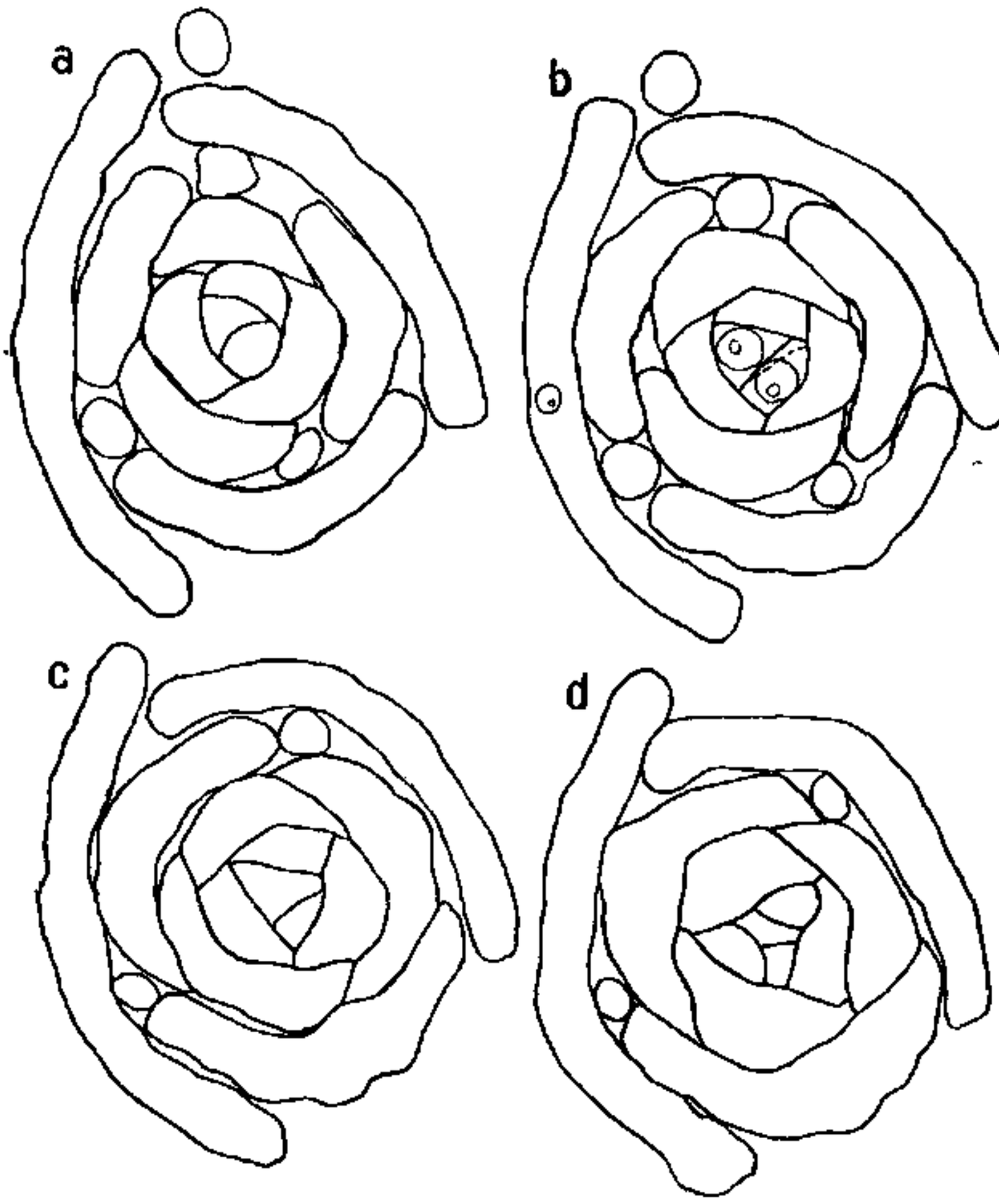


Fig. 6 *a—d*. Neckera complanata. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

Homalia trichomanoides.

Homalia trichomanoides zeigte an vier Stämmchen $^3/_8$-Stellung. Das jüngste Segment war in drei Fällen bereits geteilt. Bei einem Exemplar (s. Fig. 11 *b*) war der Segmentwandverlauf nach Typ 1, bei den übrigen nach Typ 2.

Thuidium recognitum.

Zwei Sprosse hatten $^3/_8$-Stellung, ungeteilte jüngste Segmente und einen Scheitelzellbau entsprechend Typ 2. Fig. 7 gibt die hier herrschenden Verhältnisse wieder. Bei dieser Spezies habe ich den Versuch gemacht, aus den Serienschnitten unter Berücksichtigung der Schnittdicke und sonstigen Maße ein Modell der Scheitelzelle zu konstruieren und zwar so, daß jüngstes Segment und Scheitelzelle getrennt modelliert wurden. Fig. 8 zeigt links das Segment, rechts die Scheitelzelle. In Fig. 9 sind beide Teile zusammengesetzt, das Modell links oben führt die Rückansicht des gleichen Modells mittelst eines dahinter

aufgestellten Spiegels vor. Bei diesen Figuren ist klar die eigentümliche Krümmungsweise, sowohl der jüngsten Segmentwand, wie der älteren Scheitelzellwände zu erkennen. Natürlich kann das abgebildete

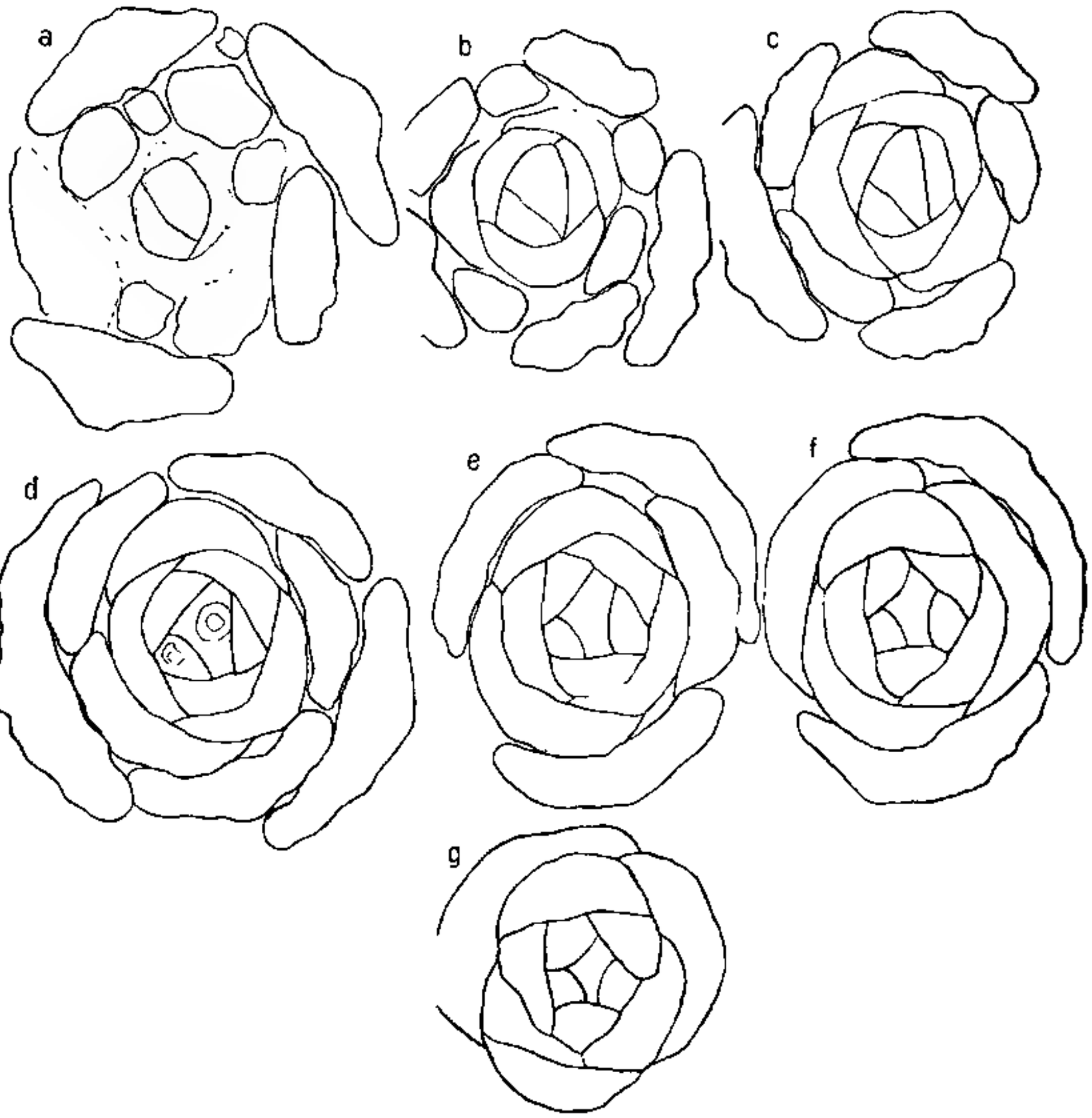


Fig. 7 *a—g*. Thuidium recognitum. Scheitel des Stämmchens in Serienschnitte zerlegt.

Modell einer Thuidium-Scheitelzelle ebensogut zur Veranschaulichung der entsprechenden Verhältnisse bei einem anderen Moos nach Typ 2 dienen.

Hypnum molluscum.

Die Divergenz ließ sich hier nicht feststellen, da die älteren Blätter sämtlich beim Schneiden zersplittert waren. Indes konnte ich an drei Stämmchen noch feststellen, daß auch hier Scheitelzellen des Typs 2 vorkommen.

Scleropodium purum.

Ein Seitenast hatte bei einer Blattstellung von etwa $^3/_8$ noch ungeteiltes jüngstes Segment und eine Scheitelzelle nach Typ 1, die jüngste Segmentwand war anodisch vorgreifend. — Ein Hauptast wies $^5/_{13}$-Stellung auf, einzelliges jüngstes Segment und Scheitelzelle nach Typ 2.

Fig. 8.

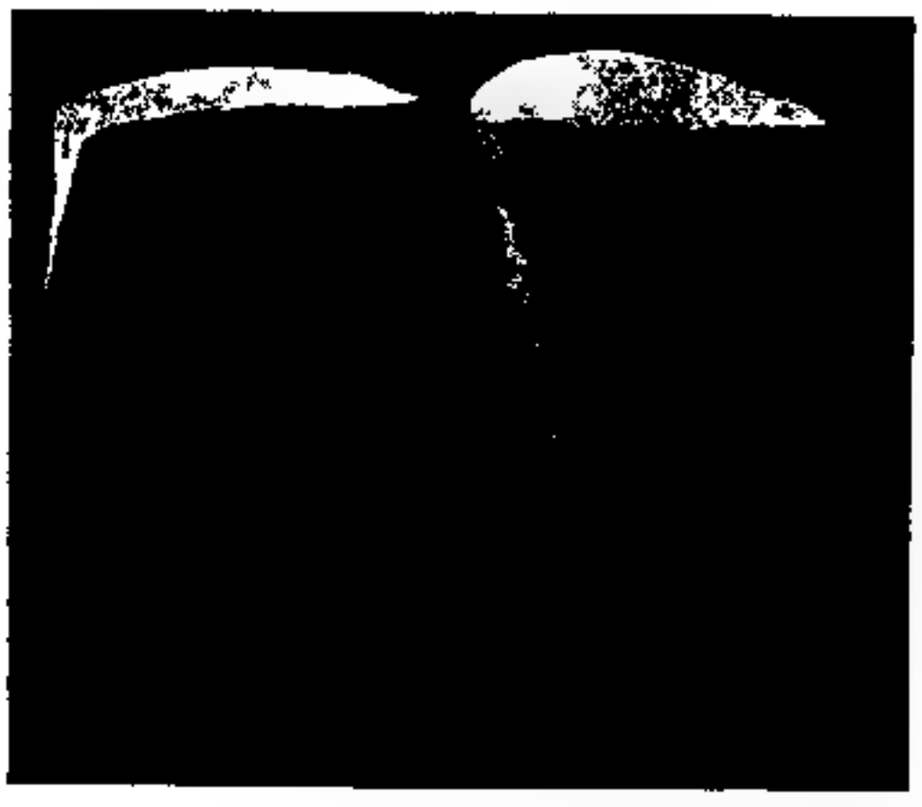


Fig. 9.

Fig. 8. Thuidium recognitum Modell einer Scheitelzelle und des jüngsten Segments; links Segment, rechts Scheitelzelle. Oberer und unterer Pol wurden nicht berücksichtigt.

Fig. 9. Thuidium recognitum. Segment und Scheitelzelle desselben Modells zusammengesetzt; links oben Rückansicht im Spiegelbild.

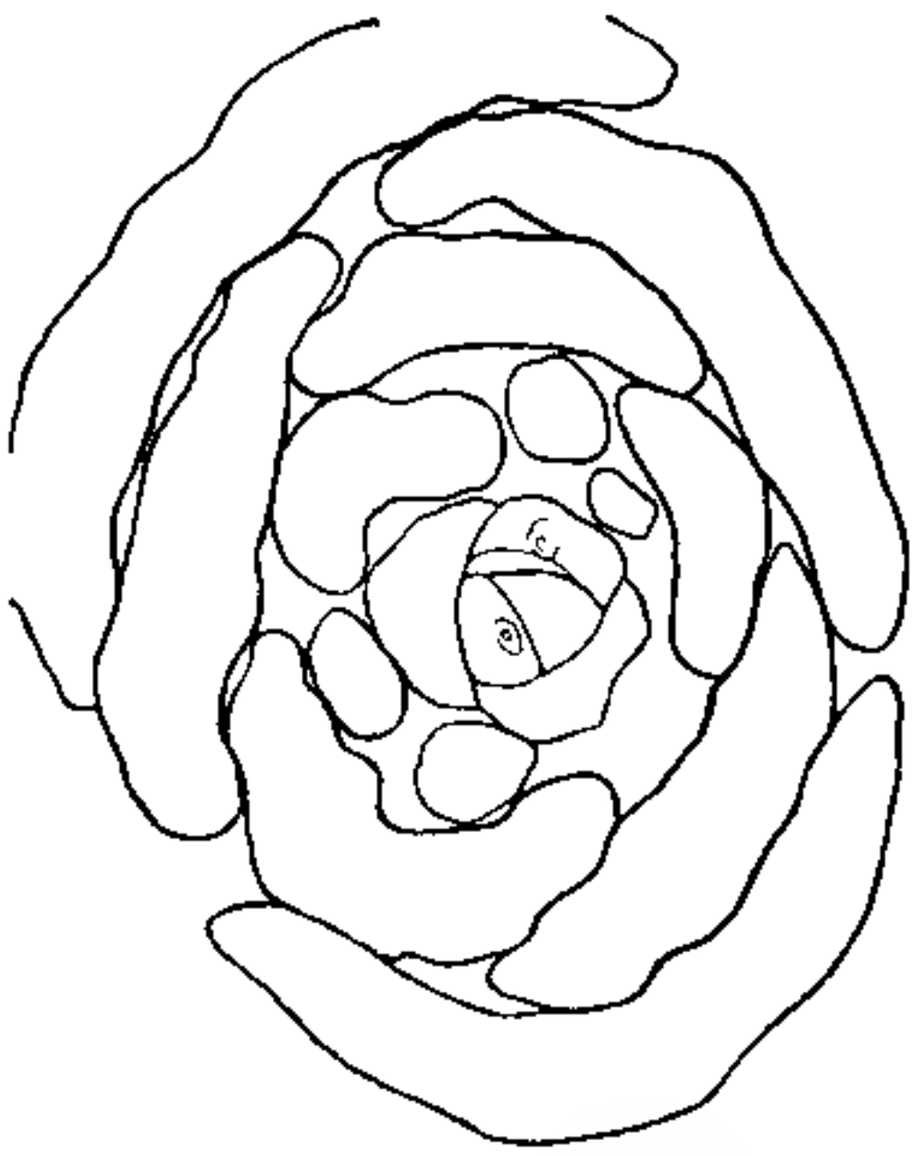


Fig. 10 Sphagnum sp Querschnitt durch eine Scheitelzelle.

Hylocomium splendens.

Untersucht wurden drei Stämmchen. — Die Blattstellung war bei einem als $^5/_{13}$-Stellung erkenntlich. Die jüngsten Segmente waren alle noch einzellig. Zwei ziemlich dicke Sprosse zeigten Scheitelzellen vom Typ 2, die Scheitelzelle eines dünneren Astes war nach Typ 1 gebaut.

Hylocomium triquetrum.

Die Blattstellung war an zwei Sprossen $^5/_{13}$. Im ganzen kamen neun Scheitel zur Untersuchung. Die jüngsten Segmente waren sämtlich noch einzellig. Die Segmentierung verlief nach Schema 2.

Sphagnum sp.

Die Scheitelzellen von vier untersuchten Stämmchen zeigten alle den Typ 1. Die jüngste Segmentwand war in allen Fällen deutlich

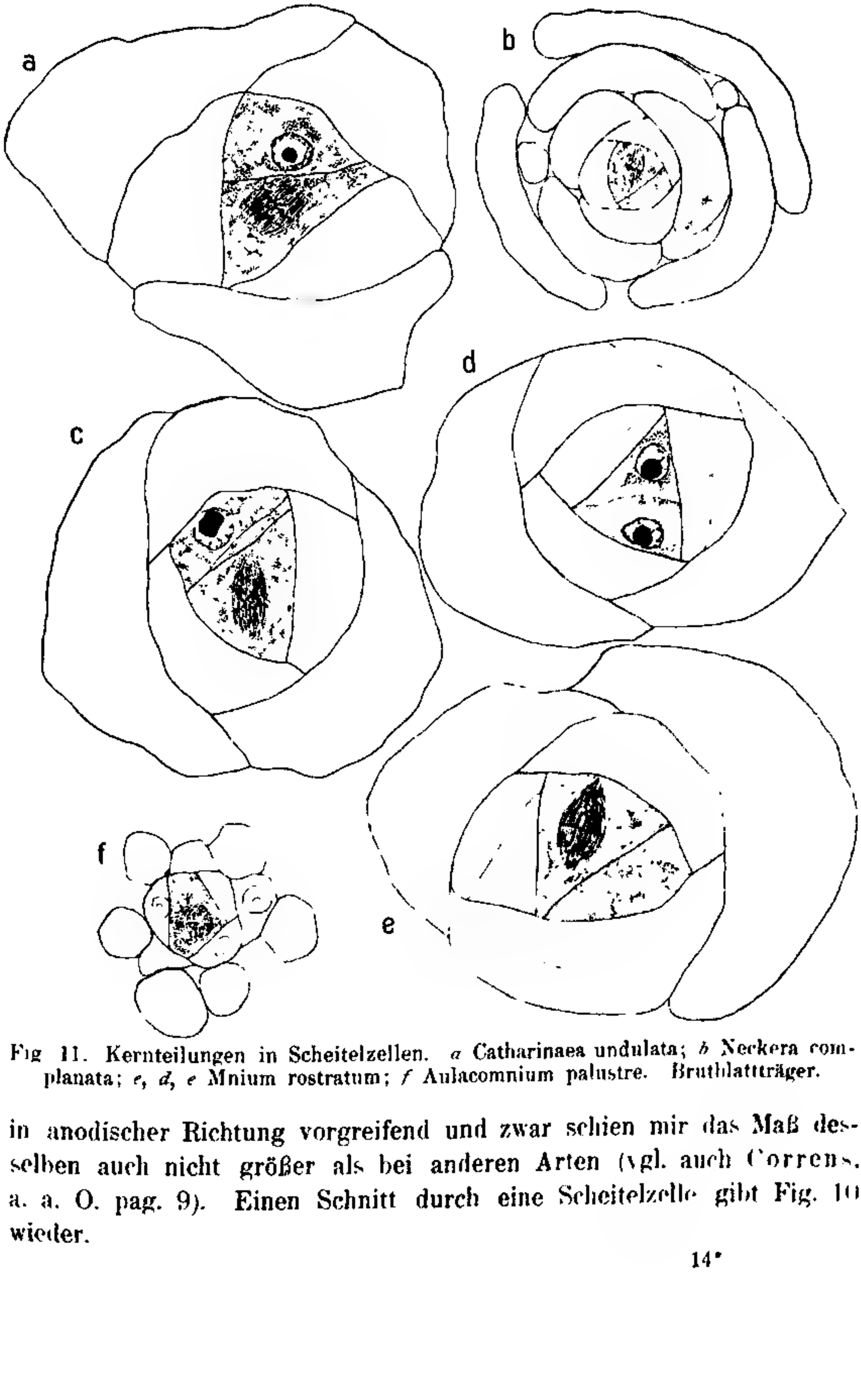


Fig. 11. Kernteilungen in Scheitelzellen. *a* Catharinaea undulata; *b* Neckera complanata; *c*, *d*, *e* Mnium rostratum; *f* Aulacomnium palustre. Brutblattträger.

in anodischer Richtung vorgreifend und zwar schien mir das Maß desselben auch nicht größer als bei anderen Arten (vgl. auch Correns, a. a. O. pag. 9). Einen Schnitt durch eine Scheitelzelle gibt Fig. 10 wieder.

Kernteilung der Scheitelzelle.

Außer durch Untersuchung eines möglichst umfangreichen Materials, das Stichproben der verschiedensten Familien enthält, können wir die Frage nach der Art und Weise der Scheitelzellsegmentierung auch zu entscheiden suchen durch die Beobachtung der Vorgänge, die sich im Anschluß an die Kernteilung in der Scheitelzelle abspielen. Leider sind nun Teilungsstadien sehr selten zu finden und nur bei Durcharbeitung eines großen Materials ist Wahrscheinlichkeit auf solche zu stoßen. In dem ganzen von mir durchsuchten Material fanden sich acht Teilungsstadien der Scheitelzelle, alles bis auf einen Längsschnitt waren Querschnittspräparate. Wegen ihrer Seltenheit und der Bedeutung, die sie für die ganze Frage haben, gebe ich sie sämtlich an dieser Stelle wieder. Wiewohl sie nicht ein und demselben Moos angehören, dürfte die Beweiskraft doch dieselbe sein, um so mehr wir gesehen haben, wie gering in wesentlichen Punkten die Unterschiede bei den einzelnen Gattungen und Arten sind (Fig. 11).

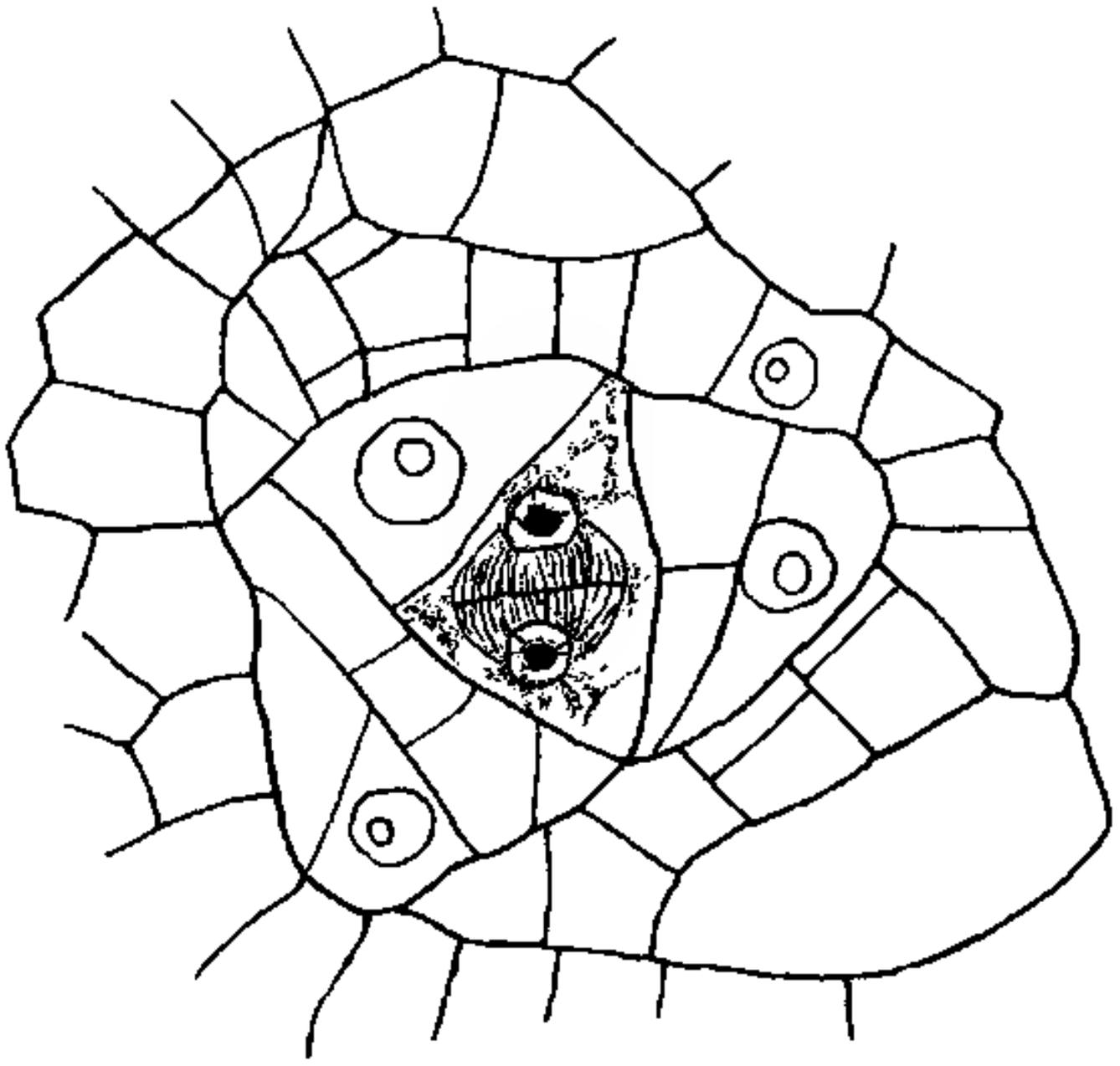


Fig. 12. Kernteilung in der Scheitelzelle von Polytrichum *juniperinum*.

Von entscheidender Bedeutung sind eigentlich nur die Teleophasen Fig. 11 *d* und Fig. 12, da aus der Spindellage nicht in allen Fällen schon auf die Stellung der künftigen Zellwand geschlossen werden darf (vgl. hierüber Giesensagen, l. c. und auch Habermehl[1]). Es zeigt sich nun hier deutlich, daß die Zellplatte und im anderen Falle die Zellwand, deren jugendlicher Zustand noch an den Verbindungsfäden erkenntlich ist, schon bei ihrer Anlage in anodischer Richtung vor-

1) Habermehl, K., Die mechanischen Ursachen für die regelmäßige Anordnung der Teilungswände in Pflanzenzellen. Dissert. d. Kgl. techn. Hochschule, München 1909.

greifend ist. Infolgedessen dürfte es wohl keine allzu kühne Vermutung sein, anzunehmen, daß auch in den anderen jüngeren Stadien die Wandanlage so erfolgt, wie wir es nach der jeweiligen Spindellage zu erwarten haben. Dies würde in allen Fällen ein Vorgreifen in anodischer Richtung von Anfang an ergeben. Fig. 11 *e*, wo Spuren der Zellplatte bereits erkenntlich waren, zeigt vielleicht das Vorgreifen noch am wenigsten. Doch haben wir bereits gesehen, daß einerseits Ausnahmen vorkommen, andererseits das Vorgreifen in einer gewissen Schnitthöhe recht gut gleich Null sein kann, während bei anderer Einstellung es sehr deutlich erscheint. Bei Fig. 12 sei auf die leichte Asymmetrie der Spindel hingewiesen, die hier ein stärkeres Vorgreifen der Segmentwand zu bedingen scheint.

Über die Spindellage zur Horizontalen gibt Fig. 13, ein Längsschnitt von Catharinaea undulata, Aufschluß. Der eine Spindelpol ist etwas aufsteigend gelagert, also genau so, wie wir ihn nach der Form der Scheitelzelle zu erwarten haben, wenn wir die Lage der neuen Wand normalerweise senkrecht zur Spindelachse annehmen. Auch auf den Querschnittsbildern bestätigte sich dies, indem ein scharfes Einstellen beider Spindelpole nie möglich war, sondern stets ein wenn auch minimales Bewegen der Mikrometerschraube erforderlich war. Da jedoch dies auch eine Folge etwas schiefer Schnittführung hätte sein können, so war doch noch eine Kontrolle durch den Längsschnitt erwünscht.

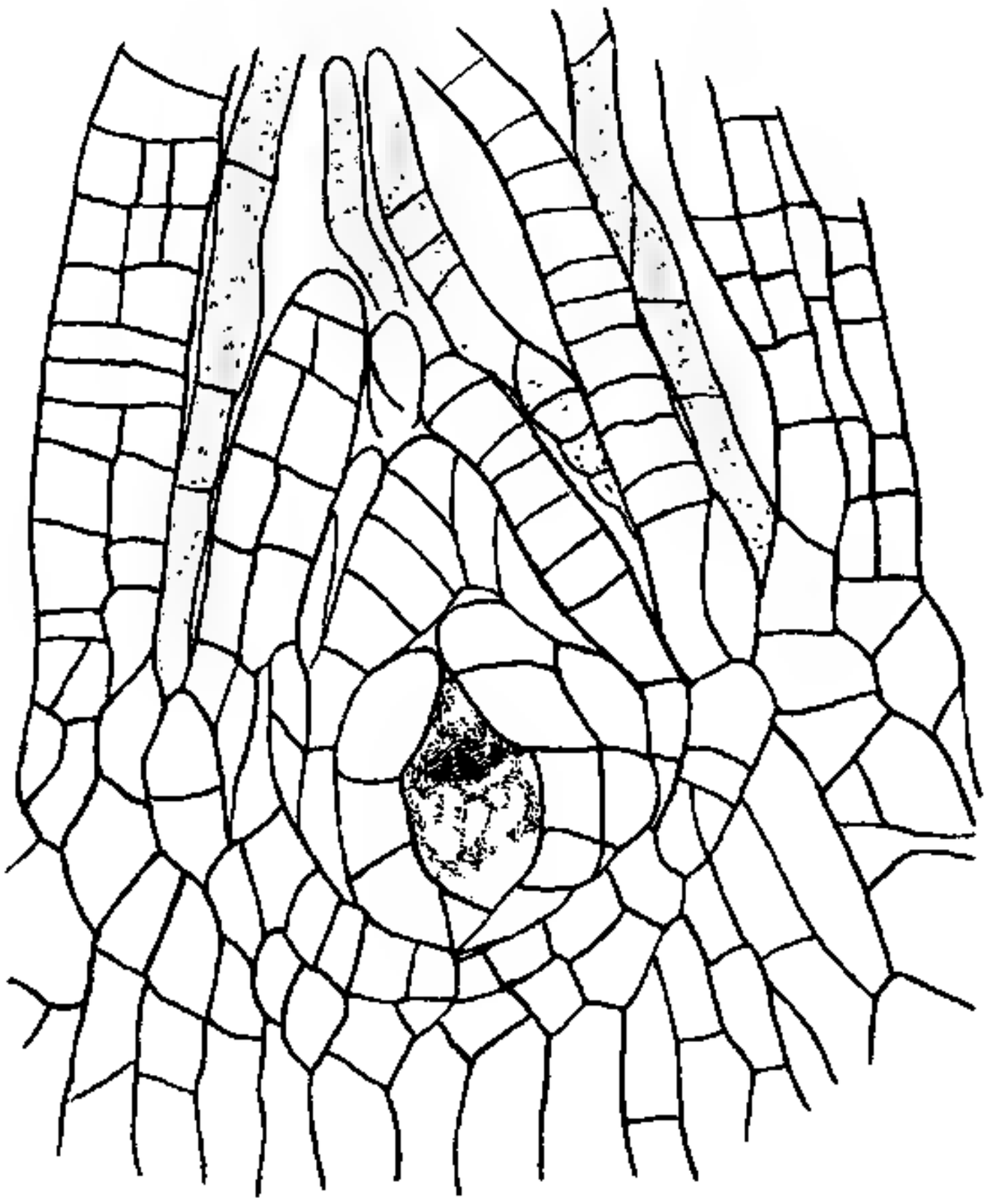


Fig. 13. Catharinaea undulata. Längsschnitt durch den Sproßgipfel. Scheitelzelle in Teilung.

Während meiner ganzen Arbeit achtete ich auch auf die auffallenden Größenunterschiede, die zwischen den Scheitelzellkernen und

den übrigen somatischen Kernen zu bestehen pflegen. Erstere sind nämlich gewöhnlich bedeutend größer als letztere, so daß man die Scheitelzelle schon darnach meist leicht aus dem Zellnetz herausfinden könnte. Allerdings tritt beim jüngsten Segment dieser Unterschied oft noch zurück, da nach der ersten Teilung beide Kerne noch gleich groß erscheinen (vgl. z. B. Fig. 6 und Fig. 11 *d*). Ist tatsächlich einmal der Kern des jüngsten Segments kleiner als der der Scheitelzelle, so kann man fast sicher sein, daß sich noch ein zweiter Kern im Segment befindet und man die Teilungswand nur übersehen hat.

Zusammenfassung und Schluß.

Fassen wir die bisherigen Resultate zusammen, so ergibt sich folgendes: Die bei der Mehrzahl der untersuchten Moose herrschende Stellung der jüngsten Teilungswand der Scheitelzelle ist die in anodischer Richtung vorgreifende. Ein Nichtvorgreifen der jüngsten Segmentwand fand ich nur bei Barbula paludosa, und auch hier nur in einem Teil der Fälle, und bei Fontinalis, wo dies übrigens längst bekannt ist, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauchte. Ferner scheint bei den Jugendstadien von Polytrichum strictum wenigstens unter gewissen Bedingungen das Vorgreifen der Segmentwand anfänglich nahezu zu fehlen, um später in die für Polytrichum normale Teilungsart überzugehen. Gegenüber einer solchen Fülle von Tatsachen ist die Annahme naheliegend, daß es sich in dem Falle von Barbula und bei den von Seckt behandelten Arten um Anomalien handelt, während im Falle von Polytrichum strictum mit dieser Scheitelzellform auch die anzunehmende $^1/_3$-Stellung verknüpft ist. Das Vorkommen von Abnormitäten ergibt sich als ganz natürlich, wenn wir bedenken, daß das Maß des Vorgreifens überhaupt nicht bei einer Art konstant zu sein pflegt. Daß es nicht angängig ist, solche Schwankungen zu Gliedern ein und derselben Entwicklungsreihe anzuordnen, hat sich bei Mnium gezeigt, wo eine Untersuchung einer größeren Anzahl von Scheitelzellen durchaus keinen Zusammenhang zwischen Alter des jüngsten Segments und Grad des Vorgreifens ergab. Die übrigen Untersuchungen haben diesen Befund bestätigt.

Als Hauptargument gegen die Annahme Seckt's der ursprünglich „parallelen" Anlage der Innenkante zur Außenkante des jüngsten Segments muß angeführt werden, daß bei einer großen Anzahl von Moosen die Innenkante die Außenkante sogar schneidet, was ein „Parallelsein" von vornherein ausschließt, daß ferner diese Teilungsart

bei vielen Moosen neben dem bekannten nur etwas in anodischer Richtung vorgreifenden Wandverlauf vorkommt. Gerade der letztere Umstand zeigt, daß kein Grund vorliegt aus einem beobachteten Fall von Nichtvorgreifen eine Regel zu machen. Einen gesetzmäßigen Zusammenhang zwischen den verschiedenen Graden des Wandvorgreifens und der verwandtschaftlichen Stellung der Moose fand ich nicht. Ich möchte annehmen, daß da, wo beide Arten der Segmentierung vorkommen, der Typ, der ein Nichtschneiden von Innen- mit Außenkante zeigt, auf die zarteren Sprosse sich beschränkt.

Durch Beobachtung einiger Telophasen der Kernteilung der Scheitelzelle ergab sich, daß die jüngste Wand schon in anodischer Richtung vorgreifend angelegt wird.

Die Gestalt der die Scheitelzelle vom jüngsten Segment trennenden Wand ist keine ebene Fläche, sondern erscheint doppelt gekrümmt und windschief verdreht. Auf diesen Punkt hat bisher niemand sein Augenmerk gerichtet; selbst Hofmeister (a. a. O.), der wenigstens von einer doppelten Wandkrümmung spricht, schien ihm nicht die Bedeutung zuzumessen, die ihm meines Erachtens zukommt. Ist es doch gerade diese Beschaffenheit der Segmentkanten, durch die die Scheitelzelle ihre meist vorhandene eigentümlich gedrehte Gestalt erhält (s. Modell). Daß solche Wandkrümmungen bei Moosen auch anderweitig vorkommen, zeigt sich an den Querwänden im Dunkeln gewachsener Rhizoiden.

Es wäre nun noch zu erörtern, welche Folgerungen sich aus diesen Befunden für die Erklärung des Zustandekommens der tatsächlichen Blattstellung jener Laubmoose ergeben. Zunächst ist zu betonen, daß die Wahrscheinlichkeit jener mechanistischen Erklärungen, die die Scheiteltorsion auf asymmetrisches Wachstum der einzelnen Segmente und der daraus entstehenden Blättchen zurückführen, gesunken ist. Dagegen hat die alte Annahme, daß die Blattstellung der Laubmoose schon durch die Art der Scheitelzellsegmentierung bedingt ist, wieder viel gewonnen, wenn wir annehmen, daß nicht allein das Vorgreifen in anodischer Richtung in einer beliebigen Schnittlage, sondern die ganze eigentümlich gedrehte Form der Segmente eine Rolle dabei spielen. Für das Maß der Drehung dürften wohl ähnliche treibende Faktoren vorliegen, wie beim spirotrophen Wachstum einer Pandanussproßspitze u. a. Wenn es mir nicht glückte, hierfür experimentell Belege zu erbringen, so ist zu bemerken, daß meine Versuche nur den Charakter von Stichproben hatten und bei ausgedehnteren Versuchen, namentlich mit Arten, die wie Polytrichum strictum oder Dawsonia die $^1/_3$-Stellung noch in der Jugendform besitzen, günstiger ausgefallen wären.

Würde die Blattstellung der Laubmoose allein auf den angegebenen Erscheinungen beruhen, so wäre der Ausdruck „Scheiteltorsion" irreführend, da ja nur das Bild einer Torsion, nicht aber die tatsächliche Torsion bestünde. Ob indes nicht doch ein den Ausschlag der Divergenz vergrößerndes ungleichmäßiges Segmentwachstum zu den Drehungserscheinungen hervorrufenden Eigentümlichkeiten der Moosscheitelzelle hinzukommt, muß dahingestellt bleiben, da ich bis jetzt keine Methode habe, die hierzu nötigen messenden Versuche anzustellen. Der Fall von Schistostega beweist, daß solche Verschiebungen tatsächlich vorkommen, doch dürfte es sich auch hier nur um einen sekundären Vorgang handeln, während ich ja durch die obigen Untersuchungen nachzuweisen versuchte, daß die Blattstellung durch die Teilungsvorgänge im Scheitel schon primär beeinflußt wird.

Herrn Geheimrat v. Goebel, auf dessen Anregung und in dessen Institut ich vorliegende Arbeit machte, sei an dieser Stelle für sein wohlwollendes Interesse und mannigfachen Rat bestens gedankt.

Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen.

Von **Kurt Stern.**

(Mit 36 Abbildungen im Text.)

Die vorliegenden Untersuchungen gliedern sich folgendermaßen:

I. Morphologisch-anatomischer Teil.
   1. Same und Keimung.
   2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.
   3. Blütenbau.
   4. Anatomische Verhältnisse.
   5. Systematische Stellung.

II. Biologisch-physiologischer Teil.
   1. Biologisches über die Insektivorie.
   2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.
   3. Versuche über Stecklingbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.
   4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und Dorsiventralität der Kanne.

I. Morphologisch-anatomischer Teil.

1. Same und Keimung.

Im August 1913 wurden mehrere tausend Samen von Nepenthes ampullaria und melamphora ausgesät. Es keimten nur etwa 30 von Nepenthes ampullaria. Der Same von Nepenthes ist ein langgestrecktes spindelförmiges Gebilde. Er wiegt nach den Angaben Beccaris — zitiert nach Goebel — im Durchschnitt nur 0,000035 g. Die Testa ist einschichtig und ihre Zellen zeigen auf der Außenwand Verdickungsleisten und nach allen Seiten gerichtete Vorsprünge und Zacken (Fig. 1). Sie liegt dem inneren Gewebe nur in der Mitte des Samens dicht an, nach den Enden zu tritt je ein lufterfüllter Hohlraum zwischen Samenschale und -innern auf. Ein medianer Längsschnitt zeigt noch Spuren des stark verlängerten inneren Integuments, das ebenso wie der Nucellus durch die Entwicklung des Embryosacks zerstört worden ist. In einem wenigschichtigen Endosperm

Fig. 1. Stück der Testa in Oberflächenansicht

liegt der längliche Embryo, der Stärke, Fett und Eiweiß gespeichert enthält (Fig. 2).

Die Keimung ist epigäisch. Die Samenschale reißt der Länge nach auf und durch Krümmung und nachherige Geradstreckung des Keimlings werden die Kotyledonen aus der Samenschale herausgezogen (Fig. 3). Die beiden länglichen grünen Kotyledonen sitzen einem zylindrischen Gebilde auf, das ein Mittelding zwischen Hypokotyl und Wurzel ist. Einmal führt es reichlich Chlorophyll und zeigt keinen ausgesprochenen Geotropismus, andererseits ist das in der Mitte verlaufende sehr schwache Gefäß-

Fig. 2.

Fig. 3.

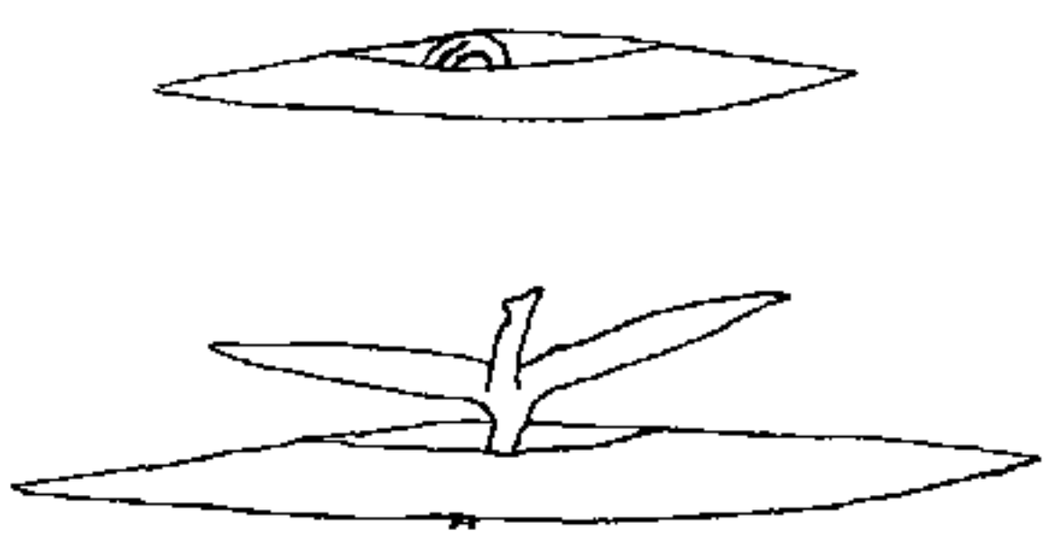


Fig. 4.

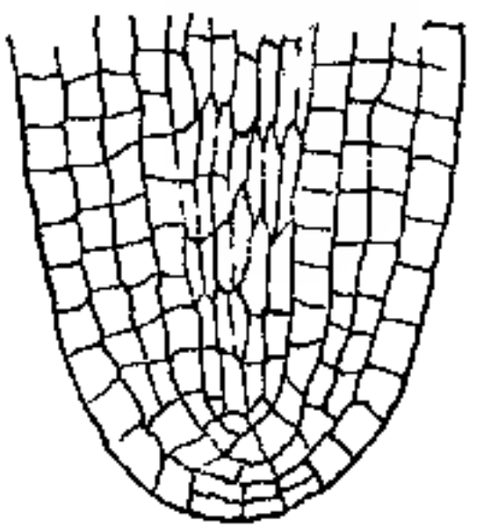


Fig. 2. Längsschnitt durch den Samen.
Fig. 3. 2 Stadien der Keimung.
Fig. 4. Längsschnitt durch den Radicularteil des Keimlings.

bündel radiär gebaut und finden sich Andeutungen einer Wurzelhaube, indem das Dermatogen an der Spitze einige wenige perikline Teilungen von wechselnder Zahl aufweist (Fig. 4). Die untersten Zellen bräunen sich rasch und wachsen zum Teil zu Rhizoiden aus. Später bilden sich in akropetaler Folge Seitenwurzeln. Die langgestreckte Gestalt des Samens mit ihrer relativ zum Volumen sehr großen Oberfläche, die Bildung lufterfüllter Räume gewährleisten eine gute Verbreitung durch den Wind und ermöglichen es dem Samen auch, sich längere Zeit auf der Wasseroberfläche zu halten. Da Endosperm und Keimling sehr klein sind, so sind sie auf den raschen Erwerb organischen Baumaterials, auf Assimilation, angewiesen. Dementsprechend ist die Keimung epigäisch und auch das Hypokotyl wird der Assimilation dienstbar gemacht. Infolgedessen kann es nicht viel zur Befestigung der Keimpflanze beitragen, und diese wird nun äußerst wirksam durch die Zacken der Testa besorgt, an der der Keimling so lange hängt, bis durch Seitenwurzelbildung eine genügende Befestigung im Substrat erreicht ist. Zugleich dient aber die Samenschale auch der Wasserzufuhr; denn ihre kapillare Gestalt wird ja einerseits die Wasseraufnahme begünstigen, andererseits der Wasserverdunstung hinderlich sein, und so wird die

Testa einen Teil der sonst dem Hypokotyl und Wurzel zufallenden Arbeit der Wasserversorgung übernehmen.

Vom systematischen Standpunkt aus ist die große Ähnlichkeit mit den Keimungsverhältnissen der Droseraceen bemerkenswert, wie diese von Heinricher und Diels geschildert und abgebildet werden. Auch bei Drosera wird durch entsprechende Wachstumsverhältnisse der Keimling aus der länglichen Testa herausgezogen. Auch bei Drosera bleibt die Testa noch längere Zeit am Keimling haften, ebenso ist die Primärwurzel stark reduziert, so daß Heinricher sie nicht als Wurzel sondern als Protokorm bezeichnen möchte.

2. Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Sprosses.

Bereits die ersten auf die Kotyledonen folgenden Blätter tragen Kannen. Sie stehen in Rosetten, mehr oder weniger horizontal. Im

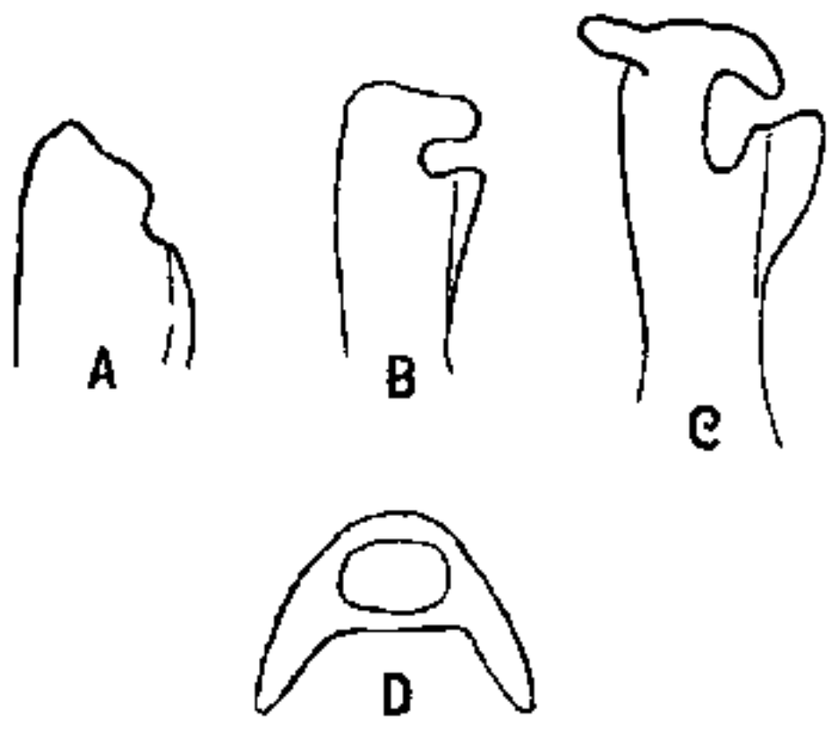


Fig. 5. Entwicklungsgeschichte der Primärkanne. *A*, *B*, *C* Aufeinanderfolgende Stadien im Längsschnitt. *D* Querschnitt einer etwas älteren Kanne.

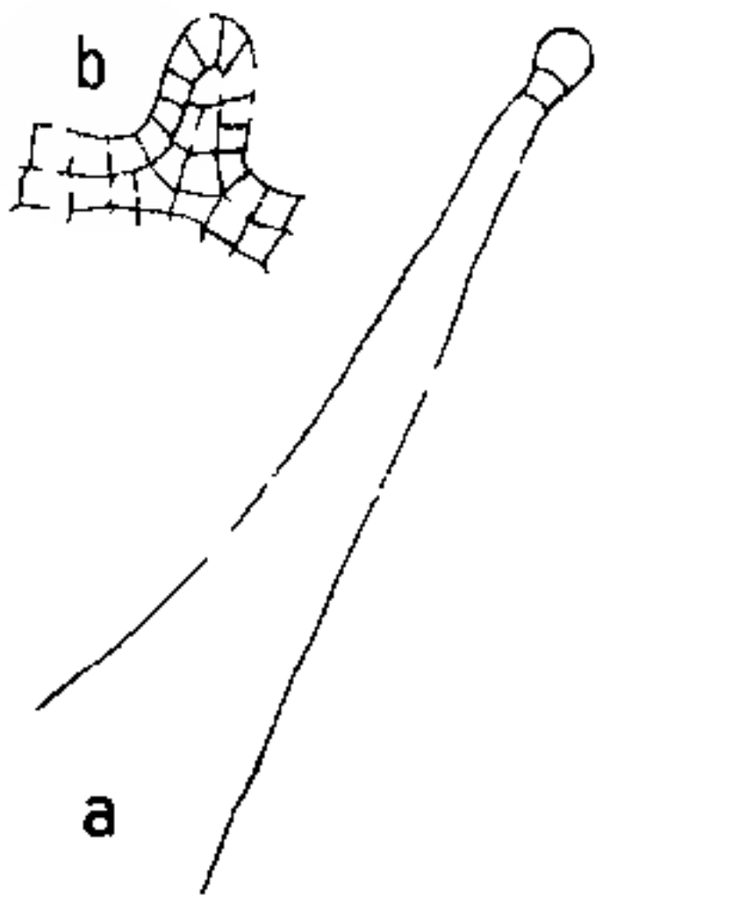


Fig. 6. *a* Tentakel mit Drüse, *b* Junges Entwicklungsstadium eines Tentakels.

Dunkeln verlängern sich die Internodien. Die Entwicklungsgeschichte der Blätter bietet folgendes Bild. Zunächst sieht man, wie der konische Blattkegel wenig unterhalb seiner Spitze eine kleine Vertiefung ausbildet, die Anlage der Kanne, und wie gleichzeitig der ursprünglich kreisförmige Querschnitt des Kegels eine immer mehr sichelförmige Gestalt annimmt (Fig. 5 a). Ein etwas älteres Stadium zeigt, wie die Kannenöffnung sich vertieft und nach unten zu ausbaucht, wie ein schon vorher über der Kannenvertiefung sichtbarer Wulst sich in zwei Wülste differenziert, die später den Deckel bilden, und wie die Ränder des Blattes zunächst nur unterhalb der Kanne zu spreitenartigen Flügeln auswachsen (Fig. 5 b, c). Die eigentliche Blattspitze biegt sich

nach hinten zurück und bildet sich zu einem eine Drüse tragenden Tentakel aus, auch verzweigt sie sich gelegentlich in mehrere Tentakel. Die zwei Auswüchse auf der Vorderseite des Blattes über der Kannenhöhlung verschmelzen aber und wachsen weiter nach vorn, bis sie allmählich die Kannenmündung verschließen. Dieser Deckel trägt nun gleichfalls sowohl auf seiner Oberseite wie an seinen Rändern zahlreiche Tentakel. Ein Querschnitt zeigt, daß diese Tentakel nicht epidermale Bildungen sind, sondern daß sich auch tiefer liegendes Gewebe an ihrer Bildung beteiligt (Fig. 6). An ihrer Spitze tragen sie eine kleine Drüse. Gleichgebaute Drüsen findet man auch auf der Blattfläche sitzen. Auf ihre Funktion komme ich später zu sprechen. Dadurch, daß die Kanne aus einer ursprünglich flachen Höhlung, deren Öffnung nach der Vorderseite, deren Grund nach der Hinterseite des Blattes liegt, in eine tiefe Höhlung übergeht, deren Öffnung nach oben, deren Grund nach unten zu sieht, kommt es, daß allmählich auch die Blattflügel auf die Kanne selbst heraufrücken. Nur ein schmaler Ring unterhalb der Öffnung bleibt im Querschnitt zylindrisch. In diesem Stadium zeigt ein Querschnitt in der Kannenregion ein sichelförmiges Bild (Fig. 5 d), dann breiten sich allmählich die Flügel in der Richtung der Kannenvorderfläche aus. Die Flügel, die, wie der Deckel, Tentakel tragen, sind anfangs auf der Oberfläche des Blattes nicht verschmolzen. Später aber treten auf der Kannenoberseite eine Reihe von Tentakeln auf und es bildet sich ein Wulst, der die oberen Ränder der Flügel verbindet (Fig. 7). Eine solche Verbindung ist bereits mehrfach beschrieben worden, so von Hooker und Macfarlane; letzterer legt auf sie besonders deshalb Wert, weil er eine solche Verbindung als schildförmige Bildung ansieht. Und da er nun gefunden hat, und ich kann diese Beobachtung bestätigen, daß an den Blättern der fertigen Pflanze die Spreitenteile oben oft so verwachsen sind, daß die Ranke an sie ansetzt wie der Stiel eines schildförmigen Blattes an dessen Spreite, so sieht er also am Nepenthaceen-Blatte ein mehrfaches Auftreten von schildförmigen Bildungen, nicht nur ein einfaches, wie Goebel, in der Kanne, und führt dies als Stütze für seine Ansicht an, daß das Nepenthaceen-Blatt ein mehrfach zusammengesetztes ist. Ohne hier auf diese Deutung einzugehen, muß hervorgehoben werden,

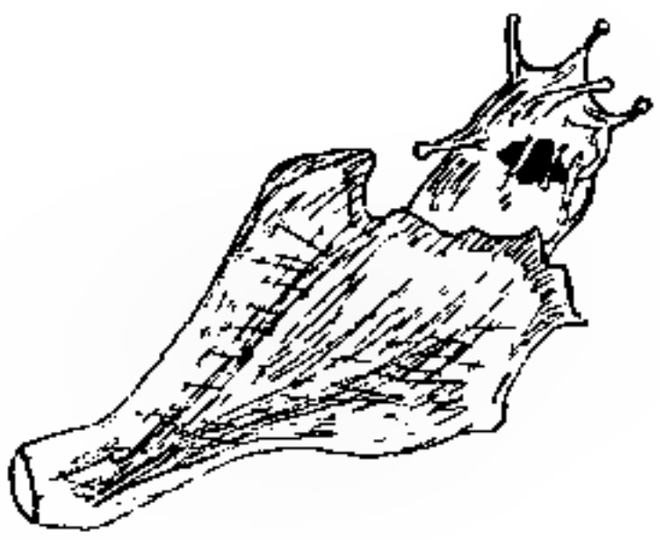


Fig. 7. Junge Kanne von Nep. ampullaria, die Verwachsung der Flügel auf der Kannenvorderfläche zeigt. Tentakeln an dieser Kanne nur auf dem Deckel.

daß diese Verwachsung der oberen Kannenränder keine allgemeine Erscheinung ist. Der Vorwurf Macfarlane's, Goebel habe sie übersehen, ist unbegründet; denn die von Goebel untersuchten Keimpflanzen von Nepenthes destillatoria (?), die sich noch jetzt unter den Alkoholpräparaten des Münchener botanischen Instituts befinden, zeigen keine Spur von ihr. Hat das Blatt annähernd seine endgültige Gestalt angenommen, so öffnet sich der Deckel. Bei den ersten Kannen sitzt er fast am ganzen Kannenumfang an, so daß die Öffnung nur schmal ist. Allmählich verringert sich die Breite seines Ansatzes immer mehr, bis er schließlich nur noch an einem ganz schmalen Stück mit der Kanne in Verbindung bleibt.

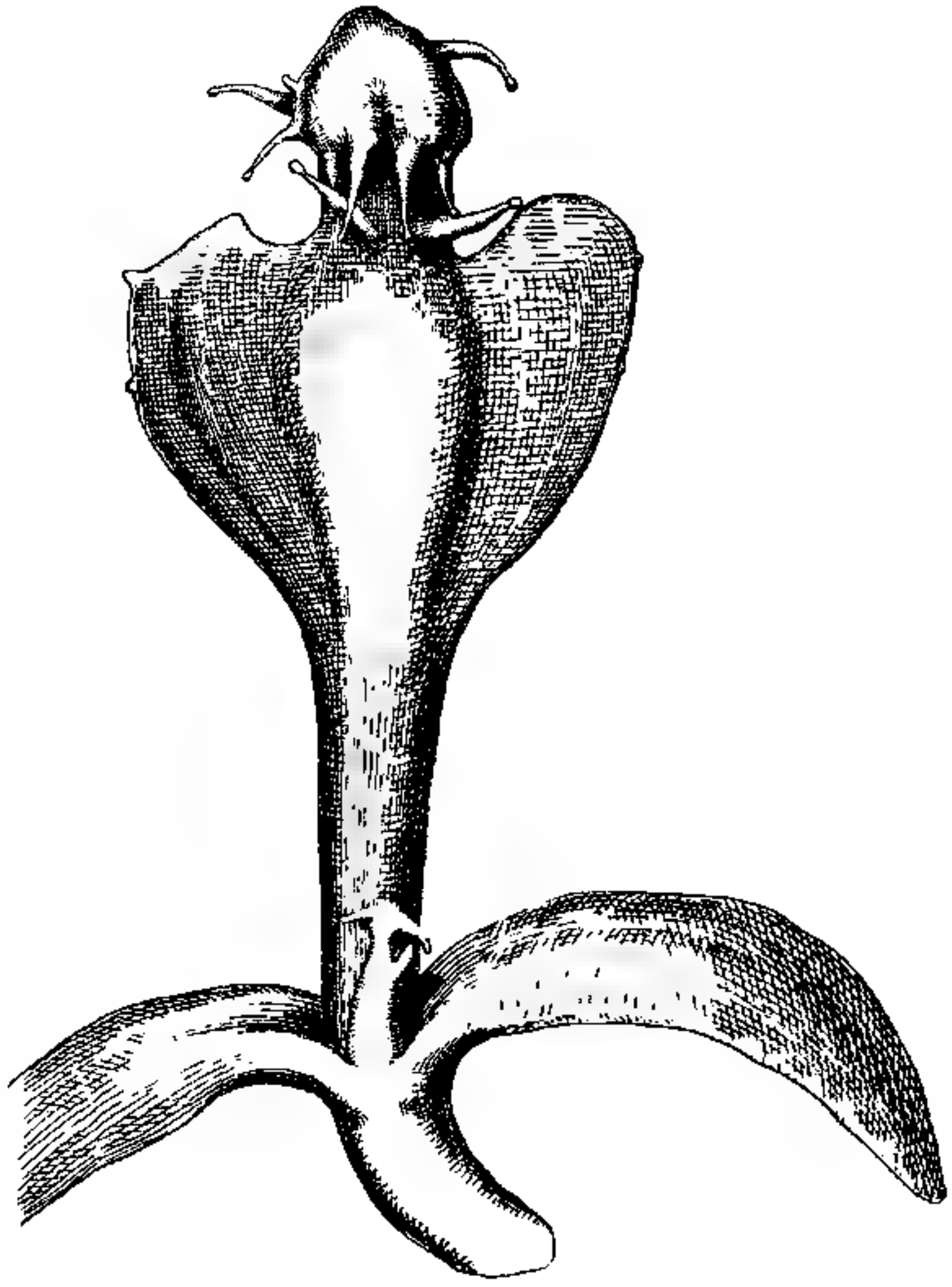


Fig. 8. Keimling von Nep. ampullaria.

An den ersten Kannen bleibt der blattartige Teil gegenüber dem kannenförmigen sehr klein, aber die Flügel der Kanne gehen, wie dies nach der Entwicklung nicht anders sein kann, vollkommen kontinuierlich in ihn über. Bei den folgenden Blättern vergrößert er sich immer mehr gegenüber der Kanne. Aber auch jetzt noch gehen Kanne und Spreite vollkommen kontinuierlich ineinander über, ja an der Übergangsstelle ist sogar das Blatt am breitesten. Man bemerkt indessen schon, wie sich die Flügel auf der Kanne allmählich herausdifferenzieren, indem ihr oberer Teil auf der Kanne sich verschmälert und rechts und links an seinen Rändern eine Reihe von Tentakeln ausbildet. So sieht

man also auf diesem Stadium deutlich, daß die Flügel der Kanne den umgebildeten Teil der oberen Blattränder darstellen, da sie ja noch auf der Kanne in den Blattrand übergehen (Fig. 9). Bei den folgenden Blättern schreitet nun die Differenzierung so fort, daß einerseits der ganze auf der Kanne befindliche Blattrand in typische Flügel umgebildet wird, und daß andererseits an der Grenze von Kanne und Spreite ein deutlicher Einschnitt entsteht, die Stelle der späteren Ranke andeutend (Fig. 9). Somit hat das Blatt jetzt vollkommen alles Typische eines fertigen Nepenthaceen-Blattes angelegt. An diesen Blättern sieht man nun auch deutlich, wie die Kanne sich an ihrer Basis aufkrümmt,

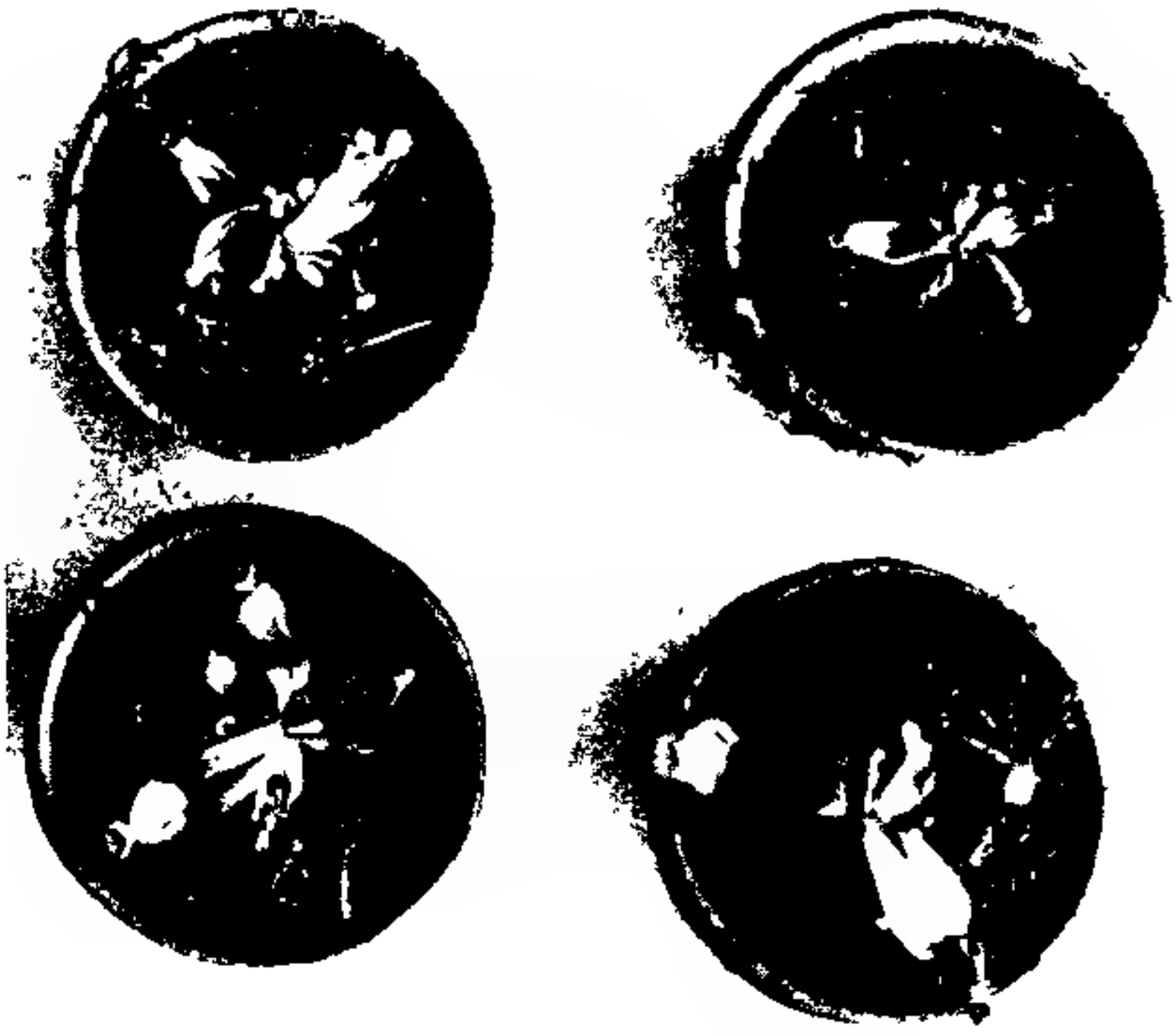


Fig 9. Keimpflanzen von Nep. ampullaria

was an den ersten Blättern gar nicht, an den folgenden nur undeutlich zu erkennen war.

Ich gehe nun zur Schilderung der Blattentwicklung am Vegetationspunkt einer ausgewachsenen Pflanze über. Als Material hierzu diente mir hauptsächlich Nepenthes compacta. Auch einige andere Bastarde, wie Nepenthes mixta, habe ich untersucht, ohne irgendwie belangreiche Unterschiede aufzufinden. Führt man einen Querschnitt durch einen Vegetationspunkt, so sieht man deutlich, wie die ersten Blätter dekussiert angelegt werden, die folgenden am Scheitel bereits mehr oder weniger dekussiert stehen, so daß schließlich meist zwei Fünftel-

Stellung resultiert. Bei Keimlingen habe ich die Stellung leider nicht zeitig genug untersucht, um Angaben über die Blattstellung machen zu können. Auch am Vegetationspunkt ausgewachsener Pflanzen sieht man zuerst eine konische Blattanlage, die unterhalb ihrer Spitze eine Vertiefung bildet und deutlich ausgebildete Blatträndер hervortreten läßt, die auch hier über die Oberseite der allmählich tiefer werdenden Kanne und über ein kurzes Stück, das später zur Ranke auswächst, hinweglaufen und sich so kontinuierlich in die Spreitenteile des Blattes fortsetzen (Fig. 10). Der hauptsächlichste Unterschied gegenüber den Primärblättern ist der, daß bei den Folgeblättern der Spreiteteil viel größer, relativ zum Kannenteil ist. So ist zu Beginn der Entfaltung einer Gipfelknospe — die Knospenlage ist in der Regel involut — der blattartige Teil meist schon über 1 dcm lang, während Ranke und Kanne erst einige Millimeter messen. Natürlich ist der Übergang von den Primärblättern zu den Folgeblättern ganz allmählich, indem bei jedem Primärblatt der Spreitenteil um so größer angelegt wird, je mehr Blätter der Keimling bereits gebildet hat. Während der Entfaltung des Blattes setzt nun ein stärkeres Wachstum des zwischen Blatt und Kanne gelegenen Teils, der Ranke, ein. Aus der Geraden, die ursprünglich Mittelrippe der Spreite, Ranke und Kanne bilden, wird allmählich ein abwärts gerichteter Bogen. Durch immer fortschreitendes Längenwachstum der Ranke geht schließlich Lage II in Lage III (Fig. 11) über. Die Kanne, die noch immer ziemlich geradlinig in der Verlängerung der Ranke liegt, ist mit dem Deckel nach unten gerichtet. Nunmehr setzt in der Zone, in der Kanne und Ranke ineinander übergehen, ein stärkeres Wachstum der Unterseite ein, wodurch die Kanne allmählich über die Horizontallage in die Vertikale geführt wird, so daß schließlich als Resultat eine nach unten hängende Ranke mit einer ihr parallel gerichteten, den Deckel nach oben tragenden Kanne ist, zwischen denen ein kleines, etwa halbkreisförmiges, mehr oder weniger kannenförmig, d. h. hohl ausgebildetes Stück sich befindet. Die Kanne war bis zur Erreichung der Horizontallage ein ganz flaches Gebilde. In der Horizontallage beginnt sie sich

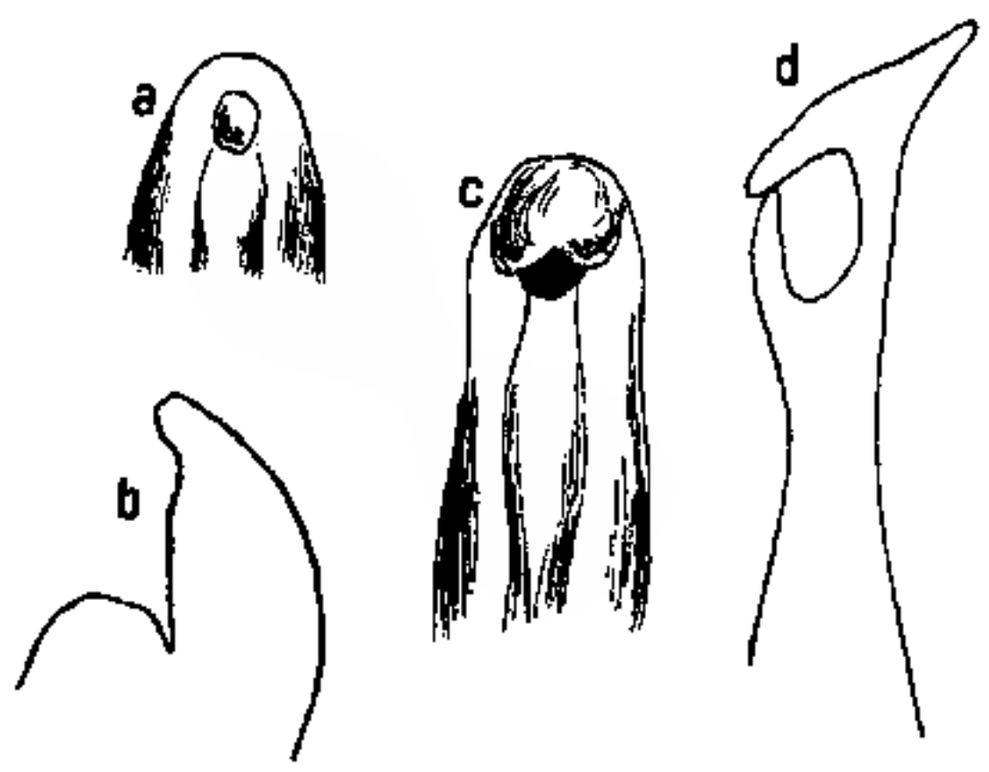


Fig. 10. Kannenentwicklung am Folgeblatt. *a*, *b* junges Stadium von vorn und im Längsschnitt, *c* älteres Stadium von vorn, *d* älteres Stadium im Längsschnitt.

allmählich auszubauchen und stark zu strecken. Doch ist die Ausbauchung auch noch nicht ganz vollendet, wenn die Kanne vertikal steht. Erst in der Vertikallage hebt der Deckel sich ab, der, solange die Kanne flach, nach innen eingefaltet war und nun auch allmählich einigermaßen eben — etwas nach außen konvex — geworden ist. Dies Öffnen wird durch verschiedene Momente bedingt, einmal dadurch, daß die Kannenöffnung schneller wächst wie der Deckel, so daß eine Spannung zwischen beiden entsteht, die den zwischen ihnen bestehenden sehr festen Haarverband zerreißt. Ferner vergrößern die Zellen an der Innenseite der Stelle, wo Deckel und Kanne zusammenstoßen, ihr Volumen und heben ihn ab, und zwar richtet er sich bis zu einem von Art zu Art verschiedenen Winkel auf, der geotropisch bedingt sein dürfte. Vielleicht wirkt bei der Öffnung auch etwas die gleichzeitig erfolgende Aufkrümmung des äußeren Kragenrandes mit, der sich, wenn die Kanne offen ist, nach außen umklappt. Doch muß ich zum Verständnis dieses Satzes erst die Randentwicklung schildern, und zwar schildere ich zur Vermeidung von Wiederholungen auch erst hier die Randbildung der Primärkannen. Wie erwähnt, ist der Rand bei den ersten Kannen sehr klein, da der Deckelansatz sehr breit ist, und vergrößert sich erst allmählich, indem die Ansatzstelle des Deckels sich immer mehr verschmälert. An der Mündung der Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Außenfläche der Kannenwandung der Kannenrand um, so daß ein Längsschnitt entsteht, wie es Fig. 12, IV zeigt. Der nach innen geschlagene Teil der Wandung rippt sich und unter den Rippen bilden sich Drüsen aus, die ich später beschreibe. Scheinbar recht abweichend verläuft die Randbildung bei den Folgeblättern. Das erste Stadium stimmt freilich bei Primär- und Folgeblättern überein (Fig. 12, I). Aber nun bildet sich am nach

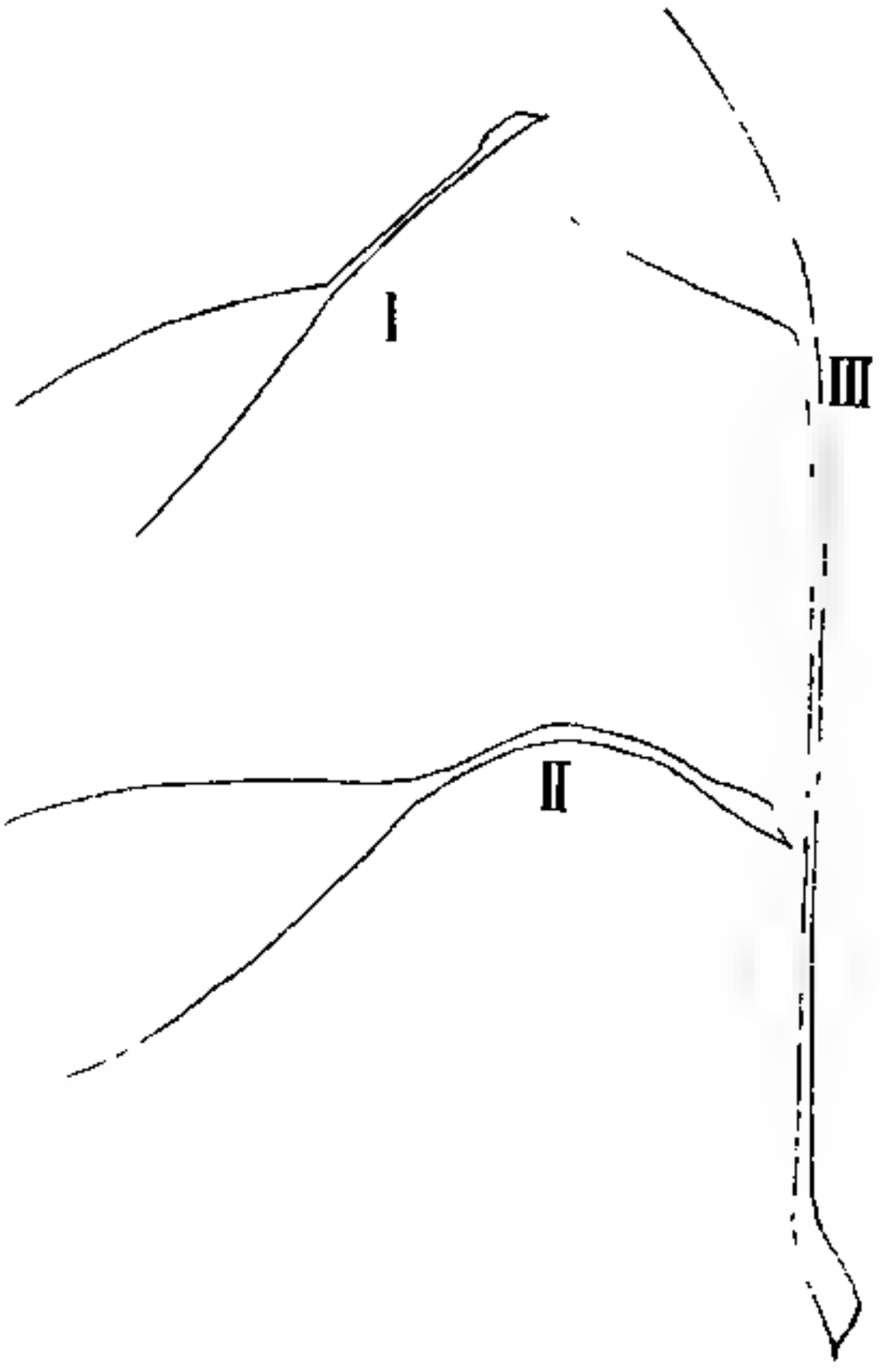


Fig. 11. Aufeinanderfolgende Stadien der Rankenentwicklung.

innen geschlagenen Teil eine ringförmige Wucherung. Allmählich vergrößert sie sich. rippt sich ebenso wie das über ihr liegende ringförmige Stück Kannenwand, aus dem sie hervorgegangen ist und legt unter jeder Rippe eine Drüse an. Bei der Öffnung richtet sich die anfangs nach unten geschlagene Kannenwand auf und stellt sich zunächst vertikal, so daß sie etwa in einer Ebene mit dem vertikal nach unten gerichteten Wulst liegt. Diese Aufkrümmung beschleunigt, wie gesagt, möglicherweise das Abheben des Deckels von der Kanne. Ist der Haarverband zwischen Deckel und Kanne gelöst, so wächst die Oberseite des Kannenrandes stärker und der Rand klappt sich allmählich nach außen um, so daß das Bild des fertigen Kragens entsteht. Das merkwürdige an dieser Bildung ist die Differenz von Primär- und Folgekannen. Kennt man die Entwicklung und den fertigen Bau des Randes der Primärkanne, sowie den der Folgekanne, so würde man für die Entwicklung des Folgekannenrandes zunächst annehmen, daß die Verdoppelung des Randes in einen nach außen und einen nach innen geschlagenen Teil gegenüber dem einfach nach innen geschlagenen Rand der Primärkanne darauf beruht, daß sich an der Außenseite des Randes ein Wulst gebildet und nach außen geklappt hat. Die Entwicklungsgeschichte zeigt indessen klar, daß der Prozeß im Laufe der Phylogenie nicht so verlaufen sein kann. Man kann sich aber eine ganz zwanglose Vorstellung von der phylogenetischen Entwicklung des Kragens machen, die den Verhältnissen der ontogenetischen Entwicklung vollkommen gerecht wird, wenn man annimmt, daß die Drüsen bei den Folgekannen zunächst einmal nicht mehr genau terminal, sondern etwas lateral nach dem Kanneninnern zu angelegt wurden, dann allmählich auf einer Wucherung emporgehoben wurden, und daß sich schließlich der obere terminale Randteil nach außen umgeschlagen hat. Demnach ist nicht der innere Teil des Folgekannenrandes, sondern der ganze Kragen dem nach innen umgeschlagenen Rand der Primärkanne zu homologisieren.

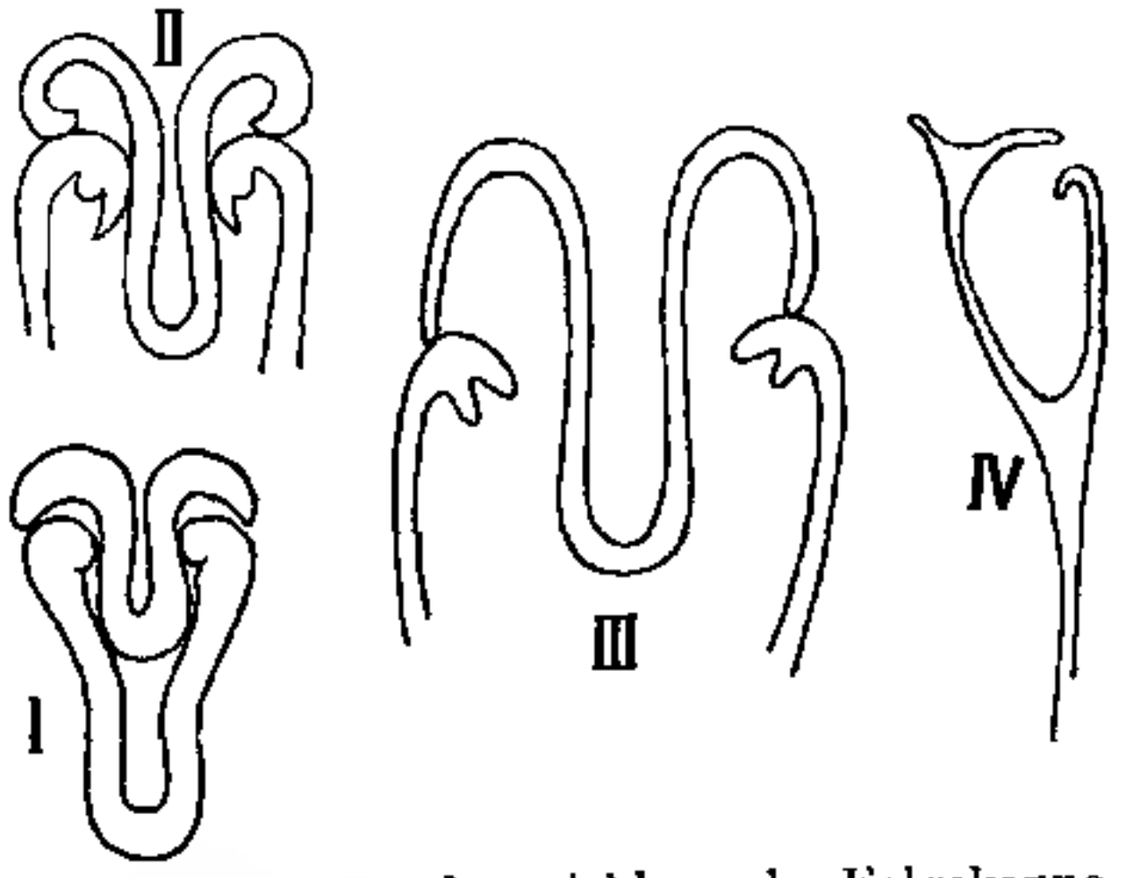


Fig. 12. *I—III* Randentwicklung der Folgekanne, *IV* Längsschnitt durch Primärkanne, zeigt den nach innen geschlagenen einfachen Rand. Nep. amp. Entwicklung des Kannenrandes bei Nep. compacta. *D* = Deckel, *K* = Kanne.

Ich will die wesentlichsten Unterschiede des Folgeblatts vom Primärblatt noch einmal zusammenfassend anführen: 1. Der Spreitenteil wird außerordentlich vergrößert; 2. ein stielförmiger Teil, die Ranke, zwischen Kanne und Spreite eingeschoben, so daß Kannenflügel und Spreite völlig getrennt sind; 3. ein zweiteiliger Kragen gebildet: 4. die Kanne ist während des größten Teils der Entwicklungszeit abgeflacht.

Was die Wachstumsverteilung betrifft, so kann man, nachdem alle Teile angelegt sind, drei Perioden der Ausgestaltung unterscheiden. In der ersten wird die Spreite mehr oder weniger vollkommen entwickelt, während Ranke und Kanne klein bleiben. Dann tritt eine Periode starken Rankenwachstums ein, und erst, wenn die Ranke nahezu ihr Längenwachstum beendet hat, tritt die große Wachstumsperiode der Kanne ein.

Ich gehe nun zur Diskussion der morphologischen Bedeutung der Blattbildung von Nepenthes über, und zwar erörtere ich nur die wichtigsten seit Bekanntwerden der Entwicklungsgeschichte dargelegten Ansichten und verweise für ältere Anschauungen auf Wunschmann's Dissertation. Hooker, der zuerst die Entwicklungsgeschichte untersucht hat, hat die Ansicht ausgesprochen, die Kanne sei eine umgewandelte terminale Drüse. Er begründet sie mit dem Hinweis auf andere Pflanzen, deren Blattspitze eine Drüse trägt, z. B. Arten der Gattung Limnocharis und Caladium, ferner damit, daß er beobachtet hat, daß das Gewebe, das die erste Anlage der Kanne darstellt, durchscheinender und lockerer als seine Umgebung ist, daß es von keiner Cuticula überzogen wird und daß seine Oberfläche schleimig ist. Von einer schleimigen Oberfläche konnte ich jedoch bei den von mir untersuchten Exemplaren nichts konstatieren. Die anderen Angaben hat bereits Kaufholz nicht bestätigen können, mit dessen Befunden meine übereinstimmen. So sind also irgendwelche anatomische Anhaltspunkte für Hooker's Auffassung nicht vorhanden. Auch läßt sich weder die Tatsache, daß an den Primärblättern fast das ganze Blatt von der Kanne gebildet wird, noch die hohe anatomische Differenzierung der Primär- und Folgekannen mit ihren umgebildeten Spaltöffnungen recht mit Hooker's Auffassung der Entstehung der Kanne aus einer Drüse in Einklang bringen, so daß die Ablehnung, die sie allgemein erfahren hat, durchaus berechtigt erscheint.

Bower hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Prinzipien der morphologischen Behandlung von Sproß und Stamm verschieden seien. Beim Sproß lege man den Hauptwert auf die Verzweigungsverhältnisse, beim Blatt auf die Resultate des interkalaren Wachstums. Er schlägt

daher vor, auch die Blätter nach dem Verzweigungsprinzipe zu behandeln und nicht nach Spreite, Stiel und Blattgrund zu fragen und zu homologisieren. sondern das Blatt exklusive seinen Verzweigungen als Phyllopodium, die vom Phyllopodium getragenen Verzweigungen erster Art als Pinnae zu bezeichnen. Von diesem Standpunkte aus untersucht er nun auch das Nepenthaceen-Blatt. Er kommt zu dem Schlusse, daß es besteht 1. of a phyllopodium winged throughout its length terminating in the spur and developing the pitcher itself as an involution of its upper surface; 2. a pair of pinnae, which show congenital coalescence across the frontal face of the phyllopodium and constitute the lid of the pitcher. Seine Auffassung des Deckels als Verwachsungsprodukt zweier Pinnae stützt Bower hauptsächlich auf die von ihm nachdrücklich hervorgehobene Zweilappigkeit der Deckelanlage. Ich habe die Angaben Bower's und Macfarlane's, der sich ihm anschließt, bei einer großen Anzahl von Bastarden und Arten nachgeprüft. In der Tat zeigen die meisten Formen die Zweilappigkeit sowohl an Keim- wie an Folgeblättern, doch hat Goebel bereits in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen" darauf hingewiesen, daß zu einer Auffassung wie der Bower's und Macfarlane's die Kenntnis verwandter Formen mit Fiederblättchen erforderlich wäre. Nimmt man nun noch dazu, daß nirgends auf der Blattfläche entstehende Fiederblättchen bekannt sind, und daß man die Zweiteiligkeit des Deckels sehr wohl ernährungsphysiologisch sich erklären kann, nämlich als bedingt durch die Zweiteiligkeit des ihm Nahrung zuführenden Blattes, womit der Einwand Macfarlane's hinfällig wird, die Goebel'sche Auffassung lasse die Zweiteiligkeit unerklärt, so wird man Goebel's Ablehnung der Bower'schen Anschauung zweifelsohne zustimmen müssen. Ich möchte schließlich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, der meiner Meinung nach gegen die Bower-Macfarlane'sche Deutung spricht. Von fast allen Autoren wird die große Ähnlichkeit zwischen dem Blatt von Sarracenia und dem Primärblatt von Nepenthes hervorgehoben. Der wesentliche Unterschied bestehe nur darin, daß bei Nepenthes der Deckel ein Auswuchs der Blattoberseite, bei Sarracenia die Blattspitze sei [1]). Das ist natürlich von rein formalem morphologischem Standpunkte aus ganz richtig, aber man wird doch wohl versuchen müssen, die Nepenthaceen-Form von der einfacheren Sarracenia-Form abzuleiten. Man kann nun die Deckelbildung bei Nepenthes auch

1) Macfarlane faßt allerdings auch den Sarracenia-Deckel als Verwachungsprodukt zweier Pinnae auf.

so auffassen, daß sich gewissermaßen das Meristem der Blattspitze parallel zur Fläche spaltet in einen hinteren Teil, der die Blattspitze, und einen vorderen, der den Deckel bildet.

Ich will nun noch mit einigen Worten auf den Einteilungsversuch von Bower eingehen. Er scheint auf den ersten Blick bestechend, denn man muß zweifellos zugeben, daß die herrschenden Einteilungsprinzipien für Blatt und Sproßachse verschieden sind. Aber ist es denn wirklich so, daß hier ein einheitliches Einteilungsprinzip vorzuziehen wäre? Die Einteilung der Phanerogamen nach der Staubblattzahl durch Linné war gewiß nach einem einheitlichen Prinzip durchgeführt, aber trotzdem oder vielmehr gerade deshalb war sie unnatürlich und schlechter als die unserer heutigen natürlichen Systeme, die innerhalb einzelner Gruppen nach ganz verschiedenen Gesichtspunkten klassifizieren. Übrigens hat schon Linné den Sachverhalt klar erkannt und prägnant in die Worte zusammengefaßt: „Nicht der Charakter — d. h. das Einteilungsprinzip — bestimmt die Gattung, sondern die Gattung den Charakter.“ Von vornherein kann also der Gesichtspunkt der mangelnden Einheitlichkeit unserer Einteilungsprinzipien von Blatt und Sproßachse nicht geltend gemacht werden. Es kommt eben darauf an, ob tatsächlich eine Klassifikation der Blätter nach denselben Prinzipien wie die der Sprosse eine natürliche wäre, d. h. ob die bei diesen beiden Grundformen vorkommenden Abwandlungen in der Tat derart sind, daß die Verzweigungsverhältnisse das Charakteristische der verschiedenen Unterformen von beiden ausmachen. Der Umstand, daß man tatsächlich bis jetzt den durch interkalares Wachstum bedingten Differenzen bei den Blättern eine große Bedeutung für die Klassifikation der Blattformen beigemessen hat, nicht aber für die der Sprosse, spricht sehr dafür, daß eben diese Differenzen das Charakteristische der verschiedenen Blattformen bedingen.

Ich gehe nun zur Diskussion der Anschauungen Macfarlane's über. Macfarlane faßt das Nepenthaceen-Blatt als mehrfach gefiedert auf. Nebenstehendes Schema (Fig. 13) erläutert dies näher. Ein Fiederblattpaar bilden die Spreitenteile der Lamina, ein zweites die Alae der Kanne, ein drittes der Deckel, schließlich repräsentieren noch eine unbestimmte Anzahl Fiederblättchen die kleinen Auswüchse an der Blattspitze und auch an der Blattbasis kann man oft noch Andeutungen eines Fiederpaares wahrnehmen. Bei den Primärblättern ist die Anzahl der Fiederpaare natürlich kleiner, weil hier Alae und Lamina noch nicht gesondert sind. Die Ansicht Macfarlane's ist durchaus nicht, wie man zunächst glauben möchte, ohne Kenntnis der Entwicklungs-

geschichte des Blattes entstanden. Im Gegenteil, Macfarlane hat diese sehr genau studiert. Wieso er doch zu seiner Auffassung gelangt, das geht aus seiner Definition von „Fiederblättchen" („leaflets") hervor. Er bezeichnet nämlich als Fiederblättchen alle Teile der ursprünglich zusammenhängenden Lamina, die in irgendeiner Entwicklungsperiode bis zum Reifestadium vollständig an der Mittelrippe voneinander getrennt werden. Er betrachtet es als Fehler, daß Bower und Goebel bei ihren Deutungen soviel Gewicht auf die frühesten Stadien legen. Demgegenüber kann man zunächst zum mindesten folgendes erwidern: Wenn es nach Macfarlane nur darauf ankommt, daß zu irgendeiner Periode Teile der Spreite getrennte Insertion an der Mittelrippe zeigen, so kann man umgekehrt mit genau demselben Rechte sagen, es kommt nur darauf an, daß Teile der Spreite in irgendeiner Periode zusammenhängend sind, um sie nicht als Fiederblättchen auffassen zu können. Dann hätten wir also zum mindesten zwei vollkommen gleichberechtigte Auffassungen, da beide nur definieren, aber keine näheren Gründe angeben, warum sie so oder so definieren. Die Sache liegt aber in der botanischen Morphologie anders, sie berührt den Kernpunkt der ganzen entwicklungsgeschicht

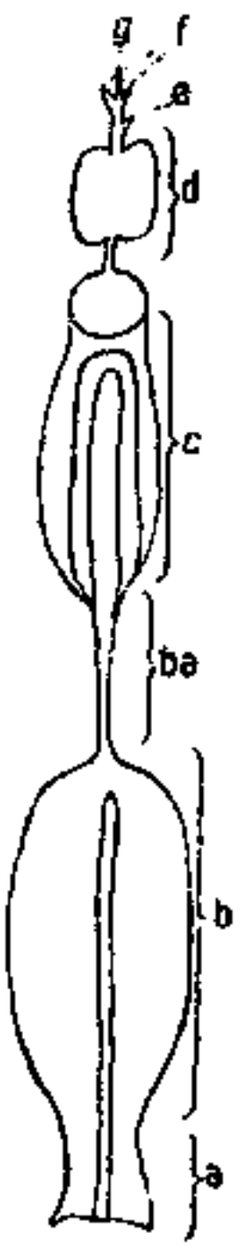


Fig. 13.

Fig. 13. Diagrammatic view of leaf of Nep. Rajah. *a* petiolar sheath. *b* basal laminar lobes. *ba* prolonged tendriliform midrib *c* upper laminar lobes attached to, and fused together at the top of the pitchered continuation *of ba*. *d* fused pair of leaflets forming the pitcher-lid. *e* median process, growing out from the filiform midrib extremity. *f* pair of similar processes representing reduced leaflets. *g* apex of leaf midrib. (Nach Macfarlane, Vol. III, Fig. 7.)

lichen Morphologie. Warum schreiben wir den früheren Entwicklungsstadien eine größere Bedeutung für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs zu als den späteren? Die entwicklungsgeschichtliche Morphologie ist ein Kind der Deszendenztheorie. Vor deren Anerkennung war es in der Tat lediglich eine Zweckmäßigkeitsfrage, ob man die frühere oder spätere Ausgestaltung eines Organs als maßgebend für seine morphologische Bedeutung ansehen sollte. Die Deszendenztheorie hat aber der Morphologie eine ganz neue Aufgabe gestellt. Nicht darauf kommt es an, die Formen scholastisch nach ihrem Ähnlichkeitsgrade mit einem bestimmten Typus zu ordnen, sondern so, daß wir jede Form zurückführen auf die, aus der sie sich im

Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Und nun hat sich eben gezeigt, daß, wenn ein Organ im Laufe seiner ontogenetischen Entwicklung eine Reihe von Veränderungen durchmacht, im allgemeinen stets die früher auftretenden Gestaltungen denjenigen näherkommen, aus denen es sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung gebildet hat. Das folgt schon daraus, daß ontogenetische und phylogenetische Entwicklung vom einfacheren zum differenzierteren fortschreiten. Deshalb geben uns die früheren Stadien den besten Anhaltspunkt für die Beurteilung der morphologischen Dignität eines Organs und deshalb ist die Voraussetzung, mit der Macfarlane an die Deutung des Nepenthaceen-Blattes herantritt, irrig und deshalb sind seine Folgerungen irrig: denn die ersten Entwicklungsstadien des Nepenthaceen-Blattes geben keinerlei Veranlassung dazu, das Blatt als mehrfach gefiedert zu bezeichnen.

Goebel deutet das Blatt so: Die Kanne stellt das Oberblatt dar, sie entspricht der Spreite anderer Blätter, der Deckel ist ein Auswuchs der Blattoberseite, die Alae nachträglich entstandene Wucherungen. Der Laminarteil stellt einen stark ausgebildeten Blattgrund dar, so daß die Ranke dem Blattstiel entsprechen würde. Der Satz Goebel's: „In allen Fällen sind die Flügel nachträglich entstandene Wucherungen“ ist offenbar irrig und steht, wie bereits Macfarlane erwähnt hat, im Widerspruch zu seinen Abbildungen. Die Flügel sind nichts weiter wie die Blattränder, sie sind schon angelegt. wenn die Kannenvertiefung entsteht und mit der Vertiefung der Kanne rücken sie auf ihre Oberfläche. In Übereinstimmung mit den Befunden aller übrigen Untersucher hat Goebel keinen abgegrenzten Blattgrund an den Primärblättern gefunden. Er bezeichnet als Blattgrund einfach den unterhalb der Kanne gelegenen Teil und weist darauf hin, daß eben die ganze Entwicklungsgeschichte der Primärblätter und die allmähliche Trennung des Blattes in Kanne und einen unter ihr liegenden Spreitenteil seine Auffassung nahelegt. indem er jedoch ausdrücklich betont, daß eine scharfe Grenze zwischen Blattgrund, Blattstiel und Spreite in vielen Fällen unmöglich gezogen werden könne. Bezeichnet man den Spreitenteil des Nepenthaceen-Blattes als umgewandelten Blattgrund. so ist darin nicht allein die Aussage enthalten, daß er durch stärkeres Wachstum der unteren Blattpartie sich allmählich entwickelt habe, wie es die Beobachtung zeigt, sondern es ist zugleich eine phylogenetische Behauptung aufgestellt, nämlich die, daß sich der Spreitenteil aus dem Blattgrund eines Blattes phylogenetisch entwickelt habe, dessen Spreitenteil in eine Kanne umgewandelt war. Diesen Schluß kann

man zweifellos aus der geschilderten Entwicklungsgeschichte ziehen. Da aber ein deutlich abgesetzter Blattgrund nicht vorhanden ist, kann man auch schließen, daß die Kanne aus dem oberen, die Spreite aus dem unteren und die Ranke aus dem in der Mitte liegenden Teil der Spreite eines sitzenden Blattes sich entwickelt habe, wie dies Wunschmann angenommen hat. Nach Goebel's Ansicht sollte man zum Schema I (Fig. 14) für die Entwicklungsgeschichte kommen und nach gewissen Blattformen bei Folgeblättern könnte man es für das Schema der stattfindenden Entwicklung halten (vgl. Abbildung in „Pflanzenbiol. Schilderungen"). Tatsächlich vollzieht sich aber die Entwicklung des Primärblattes nach Schema II. Spreite und Kanne liegen gleichsam zuerst aufeinander und werden in diametral entgegengesetzten Richtungen auseinandergezogen. Die Spreite ist an Primärblättern sogar am breitesten an der Übergangsstelle von Kanne und darunterliegendem Spreitenteil. Die Flügel differenzieren sich ganz allmählich aus dem oberen Teil des Spreitenrandes heraus. Das sind gewisse Schwierigkeiten für Goebel's Deutung. Dazu kommt noch, daß einige Nepenthaceen-Arten gestielte Blätter haben, so daß der Blattgrund hier außer der Lamina noch einen Stiel und inen zweiten Blattgrund gebildet haben müßte. Eine Entscheidung zwischen beiden, übrigens nicht wesentlich verschiedenen Ansichten läßt sich bei unserer Unkenntnis der phylogenetischen Entwicklung nicht fällen.

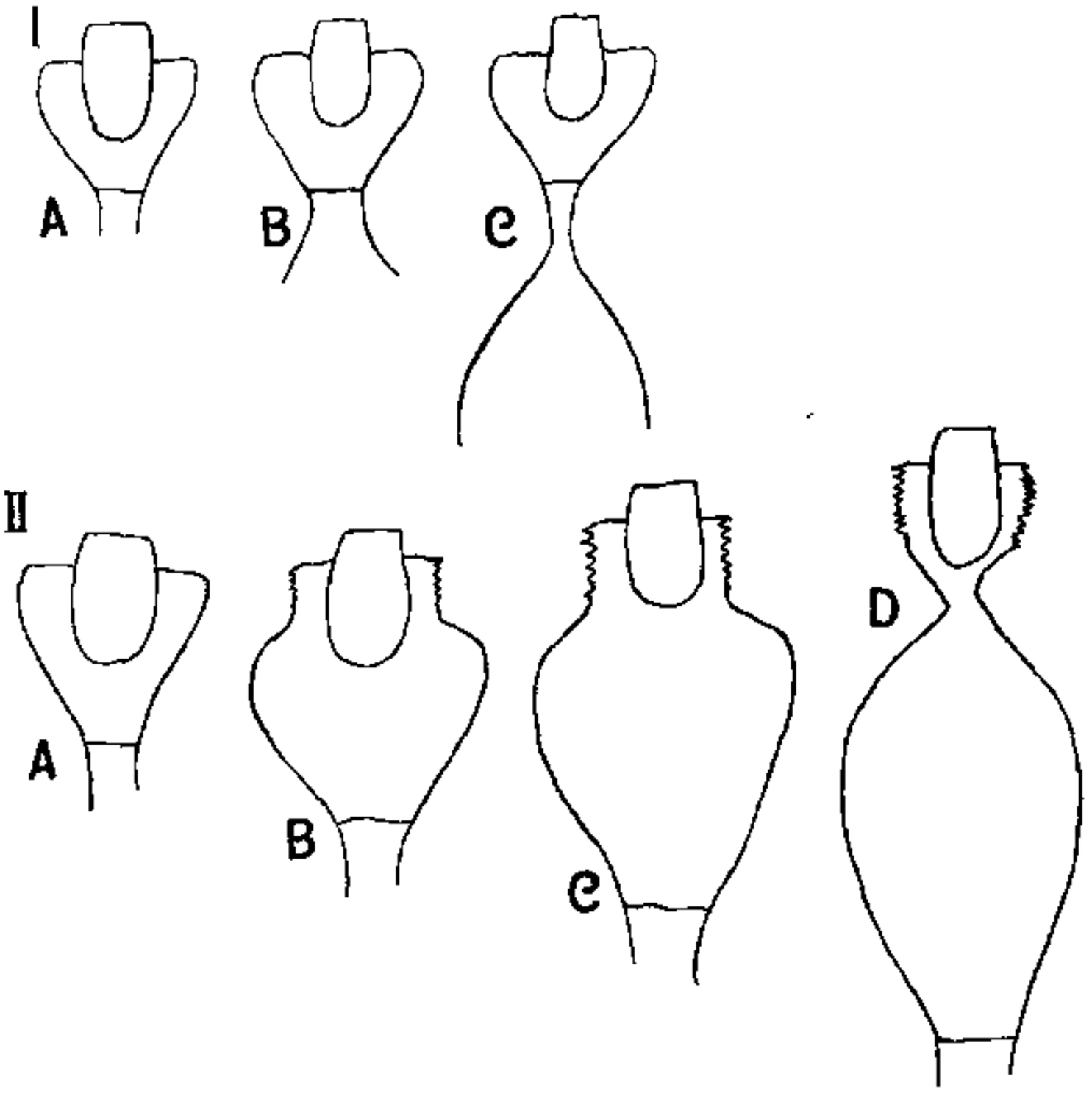


Fig. 14. Schemen der Blattentwicklung. Erklärung s. Text.

Bei den meisten Arten, so auch bei Nepenthes compacta bildet jedes Blatt eine Achselknospe. Sie wird von einer kappenartigen Um-

wallung umhüllt, die, wie auch die ersten Blätter der Knospe, außerordentlich stark behaart und dadurch vor dem Vertrocknen geschützt ist. Das Querschnittsbild einer typischen Umwallung zeigt rechts und links ein Gefäßbündel. Da nun die Kappe nicht nur von oben, sondern auch von rechts und links über die Knospe greift, so haben wir es hier offenbar nicht mit einer Emergenz, sondern mit dem Verwachsungsprodukt von zwei Vorblättern zu tun, die, wie dies ja bei den Dikotylen allgemein der Fall ist, senkrecht zum Tragblatt stehen. Die Ausbildung der Umwallung unterliegt großen Schwankungen. Einige Formen zeigt Fig. 15. Die ersten Blätter der Knospe haben ein halb Stellung, später verschiebt sich die Stellung zu zwei Fünftel, die für die meisten Nepenthaceen-Arten typisch ist; einzelne Arten haben ein halb Stellung. Auffallend ist, daß die zwei ersten Blätter der Knospe im allgemeinen keine Spur von Kannenanlagen zeigen.

Bisher habe ich nur „Primär- und Folgeblätter" einander gegenüber gestellt. Die Folgeblätter ihrerseits zeigen einen Dimorphismus.

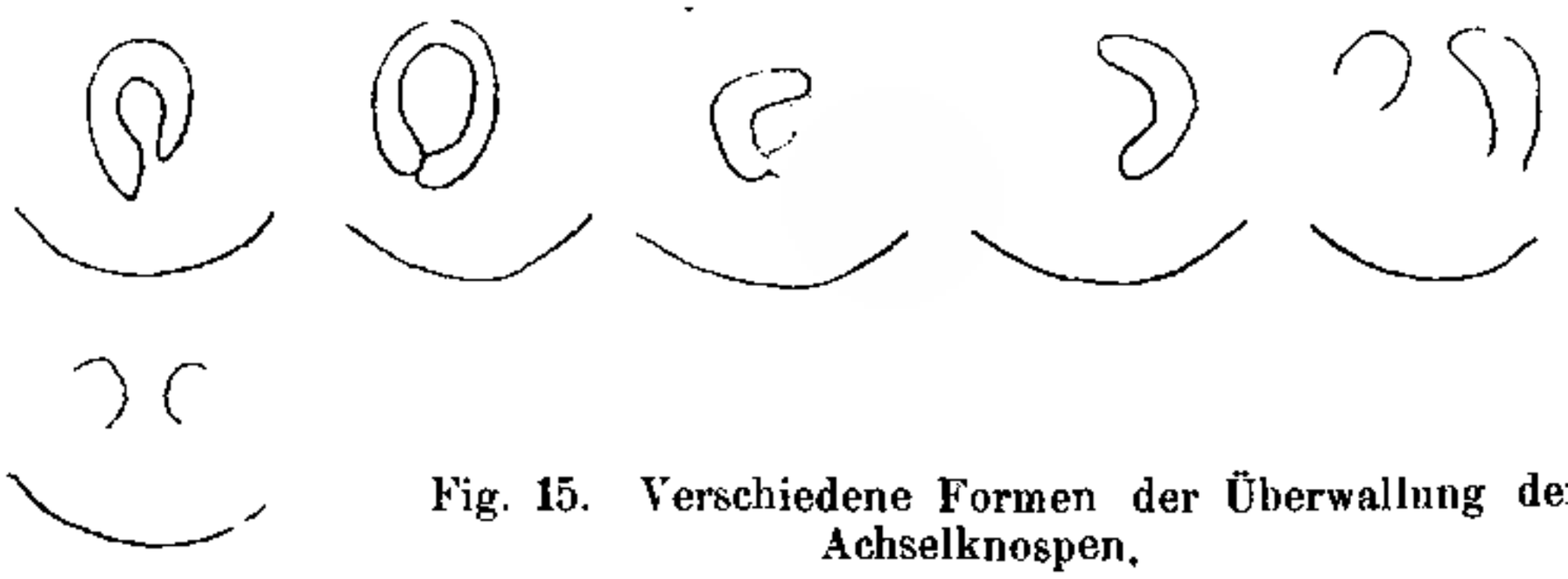


Fig. 15. Verschiedene Formen der Überwallung der Achselknospen.

der zur Aufstellung der Termini ascidia radicalia für die unteren, ascidia caulina für die oberen Blätter geführt hat. Als Beispiel will ich Nepenthes compacta benutzen, an der ich die meisten Untersuchungen ausgeführt habe. Die unteren Blätter, die dieser Bastard entwickelt, folgen genau dem bisher geschilderten Typus, nur muß noch erwähnt werden, daß die Ranke und Kanne bereits vor der Aufkrümmung nicht genau in einer Geraden liegen, sondern daß die Kanne einen sehr großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und zwar ist die Krümmung so gerichtet, daß die Alae nach der Ranke hin stehen. In diesem Sinne verläuft dann auch die Weiterkrümmung in die Horizontale, so daß also die durch den Deckelansatz bezeichnete Unterseite der Kanne stets nach unten gerichtet ist. Nachdem die Pflanze eine Anzahl solcher Blätter produziert hat, wächst bei den folgenden die Ranke nicht mehr genau vertikal nach unten, sondern die Oberseite wächst stärker, wodurch der untere Teil zunächst in eine annähernd horizon-

tale Lage kommt, dann aber tritt einige Zentimeter von der ersten Krümmungsstelle ein stärkeres Wachstum der morphologischen Unterseite — topographischen Oberseite — ein, wodurch nunmehr der untere Teil der Ranke nebst Kanne wieder vertikal gestellt wird. Hat die Pflanze einige solche Ranken produziert, so geht das stärkere Wachstum der Rankenoberseite noch weiter, und es kommt zur Bildung eines Ringes in der Ranke, so daß, auch ohne daß die erste Krümmung

a *b* *c* *d*

Fig. 16. *a* Kanne aus der oberen Region (Ascidium caulinum)
b „ „ „ mittleren „ („ intermedium)
c „ „ „ unteren „ („ radicale)

durch ein stärkeres Wachstum der entgegengesetzten Seite wettgemacht würde, hier der untere Teil der Ranke vertikal zu stehen kommt (Fig. 16). Diese Abwandlungsfolge ist für Nepenthes compacta die normale; indessen kommen hin und wieder Abweichungen vor, indem z. B. der zweite Typus übersprungen wird oder zunächst eine Ranke mit Ringbildung, dann eine mit zwei Knicken gebildet wird. Auch wird der Übergang zwischen Typ I und II oft durch Ranken vermittelt, die zwar zunächst durch stärkeres Wachstum der Oberseite einen

Bogen bilden, der sich aber dann wieder gerade streckt. Hand in Hand mit diesen Veränderungen gehen solche die Stellung der Kanne betreffend. Während nämlich, wie erwähnt, beim Typus I die Kanne mit ihrer Alaeseite schon vor der eigentlichen Aufkrümmung etwas nach der Ranke zu gebogen ist, ist sie in der Regel bei den folgenden Typen mit ihrer Alaeseite von der Ranke etwas weggebogen. Sie bildet auch jetzt wieder einen stumpfen Winkel mit der Ranke, aber so, daß jetzt die Alaeseite und die morphologische Oberseite der Ranke die äußere Umgrenzung des Winkels bilden, während sie im ersten Falle die innere Umgrenzung bildeten. Und nun tritt auch die Aufkrümmung in die Horizontale und die darauffolgende in die Vertikale nicht so ein, daß die Alaeseite nach oben gerichtet ist, sondern die Krümmung tritt umgekehrt so ein, daß die Alae nach unten gerichtet sind, während die morphologische Unterseite oben liegt. Dadurch kommt es, daß bei der schließlichen Vertikalstellung der Kanne die Alae nicht der Ranke zu, sondern von ihr abgekehrt sind, was einen der wesentlichen Unterschiede der Ascidia caulina gegenüber den Ascidia radicalia darstellt. Schon vor Beginn des Aufkrümmungsprozesses hat sich aber die Ranke um 180° tordiert, so daß trotzdem bei der Aufkrümmung die Alaeseite, die ja der morphologischen Oberseite entspricht, nach unten liegt, die Kanne nicht

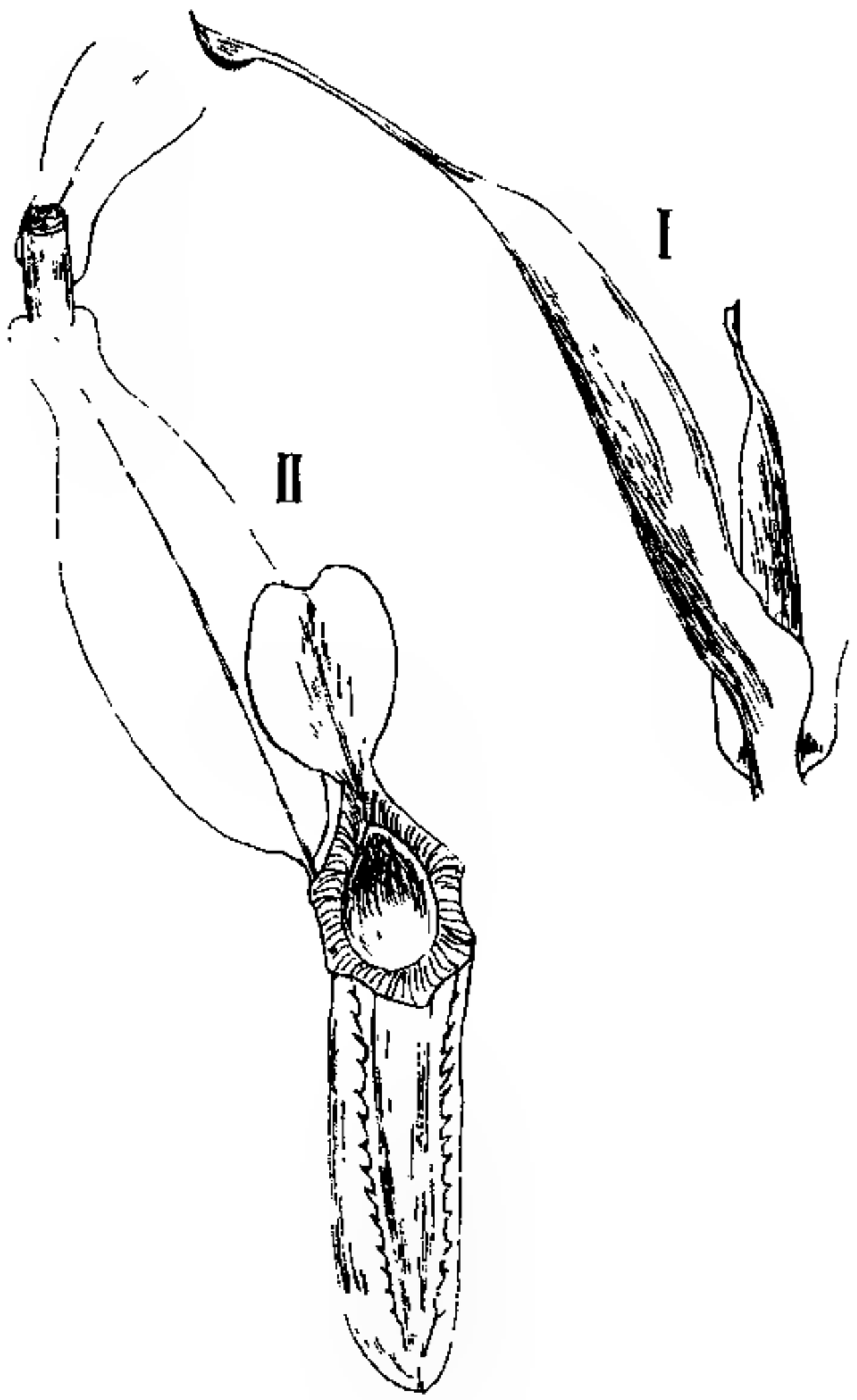


Fig. 17. Nep. mixta var. superba. *I* Sproßgipfel zeigt die beginnende Torsion der Ranke. *II* Kanne mit nach außen stehenden alae.

der Sproßachse zugekehrt wird, nicht zwischen Sproßachse und Ranke zu liegen kommt, wie bei den Ascidia radicalia, sondern von der Sproßachse weg nach außen aufgebogen wird (Fig. 17). Zwischen diese beide Formen wird nun aber bei Nepenthes compacta fast stets noch ein Typus eingeschoben, bei dem die Aufkrümmung aus der inversen Stellung in die Horizontale und weiter so erfolgt, daß die morphologische Ober- und Unterseite seitlich liegen, die Flanken aber zur topographischen Ober- bzw. Unterseite werden, so daß bei der aufgerichteten Kanne die Flügel neben der Ranke stehen. Meistens hat bei diesen Zwischenformen — ich will sie Ascidia intermedia nennen — eine Torsion der Ranke um 90° vor der Aufkrümmung stattgefunden, so daß die Medianebene der Kanne senkrecht zu der des Blattes zu stehen kommt. Auch hier habe ich hin und wieder Fälle beobachtet, bei denen entweder dieser Typus ganz unterdrückt war, oder bei denen eine solche seitlich aufgekrümmte Kanne erst nach einem Ascidium caulinum kam.

Mit dieser veränderten Stellung der Kanne zur Ranke geht Hand in Hand eine Veränderung in Gestalt und Färbung der Kanne, ja diese sind es überhaupt gewesen, die zur Aufstellung der Begriffe Ascidia radicalia und caulina geführt haben, während der Dimorphismus der Stellungsverhältnisse erst von Veitch und Solms hervorgehoben wurde. Wie bereits oft in der Literatur angegeben ist, werden allmählich die Alae immer mehr reduziert. Meist verlieren sie ihren fransigen Rand, so daß sie nur noch mehr oder weniger hervortretende Leisten an der Kanne bilden. Ferner wird die bauchige Gestalt der Ascidia radicalia gestreckter, zylindrischer. Ich will hier noch erwähnen, daß während bei Nepenthes compacta die Stecklinge auch von älteren Exemplaren wieder mit Ascidia radicalia beginnen und später Ascidia caulina bilden, bei Nepenthes mixta die meisten Stecklinge nur Ascidia caulina produzieren. Diese haben hier — ob die bei uns als „mixta“ gezogene Hybride wirklich Nepenthes mixta ist, konnte ich nicht mit Sicherheit ermitteln — breite gefranste Flügel, die von der Ranke abgewandt sind. Sie zeigt das von Solms für Nepenthes Curtisii erwähnte Verhalten, daß die beiden Kannenformen so verschieden aussehen, daß man sie als ganz verschiedenen Arten zugehörig ansprechen würde. Die unteren sind lebhaft purpurn gefleckt, abgeflacht zylindrisch, die oberen mattgrün und trichterförmig nach unten zugespitzt. Die Angaben von Solms, daß durchaus nicht alle Arten einen Kannendimorphismus aufzeigen, kann ich bestätigen, auch im Münchener Botanischen Garten bringen Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi stets

nur Ascidia radicalia hervor. Auch dürfte die Zahl der Unterschiede zwischen oberen und unteren Kannen variieren. Auf all diese Verhältnisse komme ich noch im physiologischen Teil genauer zu sprechen. Bemerkt sei hier noch, daß nach Macfarlane bei Nepenthes Boschiana, maxima und Vieillardii ein Kannentrimorphismus derart vorhanden ist, daß die unteren Ascidia bauchig, die darüber befindlichen schlauchförmig, die obersten trichterförmig sind. Doch fehlen Angaben über die Stellung der Alae zur Ranke und Achse und der Kannenmediane zur Blattmediane bei diesen Formen.

Um wieder auf die Blattfolge zurückzukommen, so folgen auf die Ascidia caulina Blätter, deren Kanne verkümmert ist. Die Ranke krümmt sich aber spontan ein und kann, wenn sie eine Stütze erreicht, als Ranke funktionieren. Einzelne Arten, wie Nepenthes Veitchi und Rajah scheinen solche Ranken nie zu bilden. Es ist schon vielfach in der Literatur darauf hingewiesen worden, daß die in der Nähe der Infloreszenz befindlichen Blätter fast stets die Kannen verkümmern lassen. Schneidet man nun den sich entwickelnden Blütensproß und dann die folgenden jeweils in der Achsel des nächst unteren Blattes entstehenden ab, so bringt man die Kannen leicht zur Entwicklung, woraus folgt, daß nicht die stofflichen Bedingungen in diesem Alter sich so geändert haben, daß die Ausbildung der Kannen nicht mehr möglich ist, sondern daß die Unterdrückung der Kannenbildung Folge des Nahrungsentzuges durch den heranwachsenden Blütensproß ist.

Auf ein eigentümliches Verhalten der fassenden Ranken hat bereits Solms aufmerksam gemacht. Die Ranke ist nämlich, wie Solms erkannt hat, nur ein kurzes Stück unmittelbar hinter der Kanne reizbar, und zwar, wie ich festgestellt habe, nur auf der morphologischen Unterseite. Hat sie nun gefaßt, so wird zwischen Kanne und Ranke noch ein starkes, rankenförmiges Stück eingeschoben, das deutlich die Fortsetzung der Flügel auf seiner Oberseite als Kanten zeigt. Es geht aus der unmittelbar an den Kannengrund grenzenden Zone hervor und biegt sich und damit die Kanne positiv geotropisch nach unten, also in die normale Lage. Die Ranken der Ascidia radicalia sind haptotropisch nicht reizbar. Die Ringbildung der Ranke der Ascidia caulina wird nicht durch Berührungsreiz hervorgerufen. Die Empfindlichkeit für Berührungsreize ist bei den Ranken sehr gering, so daß es sehr langer Reizung bedarf, um überhaupt Krümmungen hervorzurufen. Gelingt es künstlich, so geht die Einkrümmung in der Regel nach Aufhören des Berührungsreizes zurück, ohne zur Ringbildung zu führen. Sehr zahlreiche Beobachtungen zeigten mir, daß die Ring-

bildung auch bei solchen Exemplaren eintrat, die gar nicht durch Berührung gereizt sein konnten. Versuche mit chemischer und Wundreizung zwecks künstlicher Ringbildung verliefen ebenfalls erfolglos. Inwieweit aber geotropische oder epinastische Reaktionsweise an dieser Ringbildung beteiligt sind, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können, doch glaube ich, daß die Krümmung sich als durch den Schwerereiz bedingt erweisen wird.

3. Blütenbau.

Die Infloreszenzen von Nepenthes entstehen terminal und bilden bald einfache Trauben, bald Trauben, deren Achsen I. Ordnung sich zymös verzweigen und meist zweiblütige Wickel bilden. Während bei einigen von mir untersuchten Formen, z. B. Nepenthes mixta, ampullaria, melamphora, die Achsen I. Ordnung ein Tragblatt zeigten, fehlten die Vorblätter bei diesen Formen vollständig; indessen hat Eichler für Nepenthes destillatoria gefunden, daß dort bei unverzweigten Blütenstielen die Vorblätter fehlen, bei verzweigten aber das fertile Vorblatt entwickelt wird. Die Infloreszenzen sind diözisch, doch hat Moore - zitiert nach Macfarlane — einen Fall beschrieben, bei dem die unteren Blüten der Infloreszenz weiblich, die oberen männlich waren. In unseren Gewächshäusern sind nicht alle Arten zum Blühen zu bringen, auch wenn sie in sehr kräftigen mehrjährigen Exemplaren vertreten sind; dagegen blüht von Nepenthes mixta jedes Jahr ein jedes Exemplar. Ganz besonders selten sind weibliche Blütenstände, was nach den Mitteilungen von Solms einerseits auf der im Verhältnis zu den männlichen Exemplaren geringen Zahl der weiblichen, andererseits auf ihrer geringeren Kräftigkeit und Kulturfähigkeit beruhen soll.

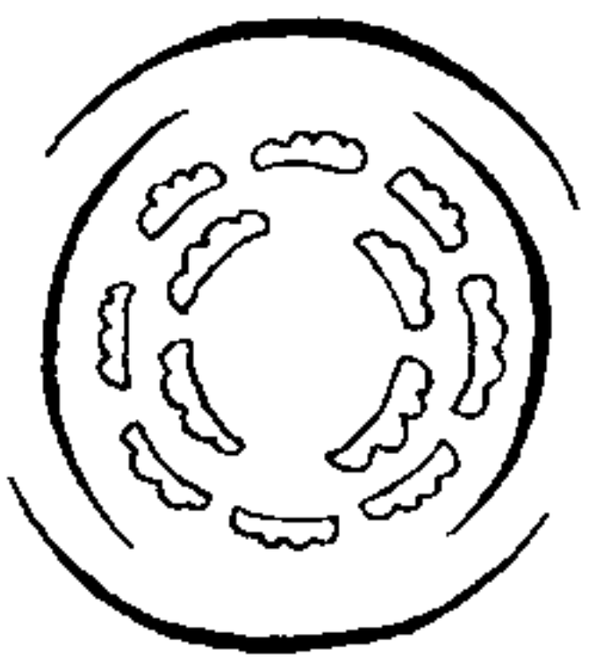


Fig. 18. Diagramm einer männlichen Blüte von Nep. mixta.

Die Blüten sind in der Regel vierzählig, selten drei- oder sechszählig. Das Perianth besteht bei den vierzähligen aus zwei Kreisen dekussierter Petala. Die Deckung ist teils in beiden Kreisen imbricat, teils beim äußeren valvat. Baillon und Lecomte haben auf die Verschiedenheit in der Größe der beiden Kreise hingewiesen. Die männlichen Blüten tragen auf einer Säule Staubbeutel, deren Zahl zwischen 4 und 20 schwankt, und die ein-, zweireihig oder unregelmäßig angeordnet sind (Fig. 18). Ich habe den Gefäßbündelverlauf

und die Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüten genauer untersucht, und zwar bei Nepenthes mixta (Fig. 19). Die normale Zahl der Staubbeutel beträgt hier 14, doch variiert diese Zahl sehr. besonders nach unten, und zwar ohne eine bestimmte Regelmäßigkeit, etwa der Art, daß die Zahl der Antheren nach der Infloreszenzspitze hin abnähme. In ganz jungen Blüten ist der Blütenboden ein halbkuglig sich hervorwölbender Körper, allmählich wird er zu einem rechteckigen, etwas länglichen Viereck, so daß die Anlagen der vier ersten Staubbeutel sichtbar werden. Sie fallen zwischen die Perianthblätter. Nun treten zwischen diesen vier Staubbeuteln abermals Anlagen auf, und zwar an normalen 14zähligen Blüten je eine gegenüber den zwei äußeren Petala, je zwei gegenüber den inneren, schließlich treten auf der Oberfläche des allmählich immer größer werdenden Blütenbodens noch vier Staubbeutelanlagen auf. Die außerordentliche Variabilität der Staubblattzahl macht es indessen außerordentlich schwer mit Sicherheit

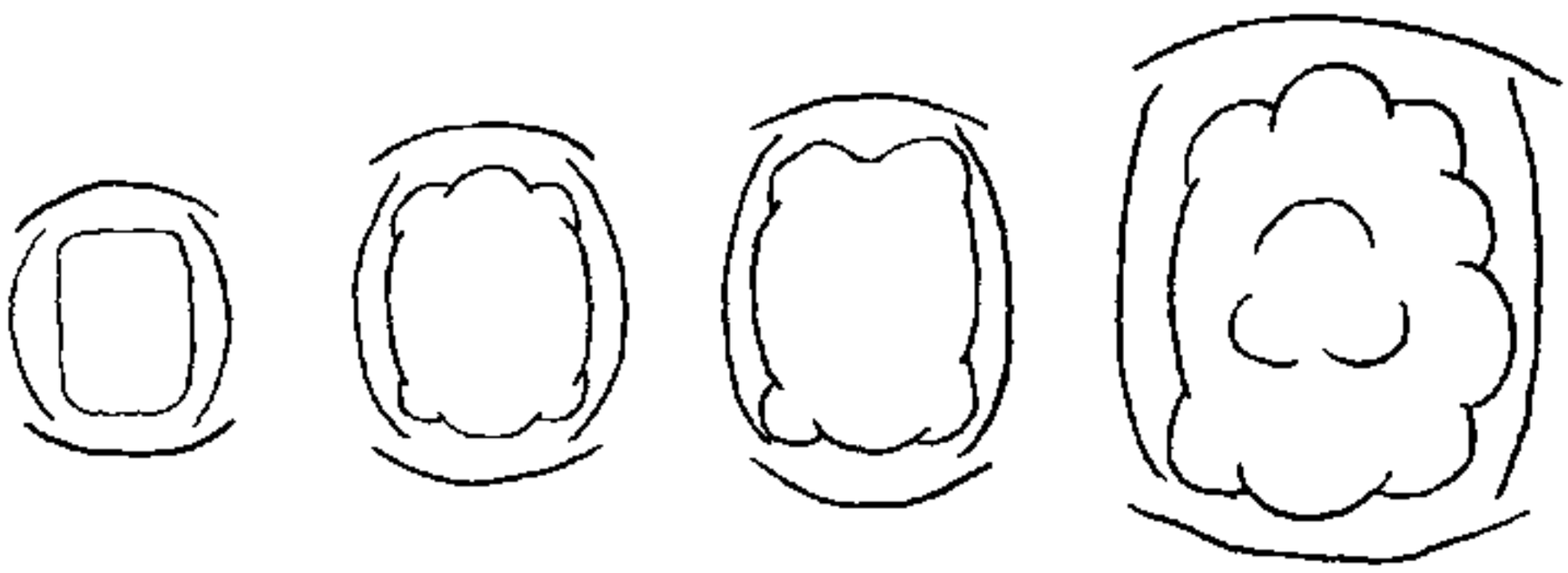


Fig. 19 Entwicklungsgeschichte der männlichen Blüte von Nep. mixta.

festzustellen, ob die Entstehungsfolge spiralig oder in Kreisen sich vollzieht. Allem Anschein nach haben wir hier einen Übergangstypus vor uns. Die geschilderte Entwicklung scheint mir, abgesehen von ihrer systematischen Bedeutung, auf die ich noch zurückkomme, deshalb einiges Interesse zu haben, weil sie zeigt, daß die Säule, die die Staubbeutel trägt, kein Verwachsungsprodukt der Staubfäden ist, sondern einfach der emporgehobene und später gestreckte Blütenboden ist; daß sie phylogenetisch aus einer der Staubbeutelzahl entsprechenden Zahl von Filamenten sich ableitet, soll nicht bestritten werden, aber die tatsächliche ontogenetische Entwicklung zeigt eben diesen Verschmelzungsprozeß nicht mehr.

In jeden Staubbeutel führt ein Gefäßbündel, das je einen sich wiederum in kleinere Stränge auflösenden Strang nach jeder Anthere zu führt. Die Gefäßbündel der den unteren Staubbeutelring der Säule bildenden Staubbeutel vereinigen sich nun zu vier Strängen, an die

auch die vier Gefäßbündel der vier oberen Staubbeutel ansetzen, und zwar verschmelzen zweimal zwei und zweimal drei Gefäßbündel in eins. An diese vier Gefäßbündel setzen sich nun im Blütenstiel auch die der Petala an und schließlich verschmelzen die vier Stränge allmählich zu einem. Ähnlich wie bei Nepenthes mixta liegen die Verhältnisse zweifellos auch bei anderen Formen, so gibt Eichler an, daß von den acht Staubbeuteln von Nepenthes destillatoria vier zwischen die Petala, vier vor die Petala fallen. Der anatomische Bau der extrorsen Antheren ist normal. Systematisch wichtig, weil übereinstimmend mit den Verhältnissen bei Drosera, ist, daß der Pollen zu Tetraden vereinigt bleibt. Die Pollenkörner sind also nicht „trilobed" wie Macfarlane angibt, der offenbar die Tetraden für einzelne Pollenkörner gehalten hat. Die Exine ist warzig, die Krone normal.

Die weiblichen Blüten enthalten einen fast stets aus vier Karpellen bestehenden, oberständigen Fruchtknoten; die Fruchtblätter stehen den Petala gegenüber. An ihrer Verwachsungsstelle bildet sich ein placentarer Wulst, der allmählich nach der Mitte des Fruchtknotens zu wächst, wo schließlich die vier Wülste aneinander stoßen (Fig. 20). Sie tragen nun rechts und links, und zwar vornehmlich nach der Fruchtknotenmitte zu, kleine Wülste, an denen die Samenanlagen in großer Zahl — mehrere hundert in einem Fruchtknoten — entstehen. Sie liegen an kurzem Funiculus dachziegelartig übereinander, sind anatrop dichlamydeisch, aufsteigend und haben dorsale Raphe. Die Narbe, die dem Fruchtknoten mehr oder weniger unmittelbar aufsitzt, ist vierlappig. Jeder Lappen ist wiederum oft zweilappig. Die Frucht ist eine loculizide Kapsel. Bei der Reife trennen sich die vier Scheidewände im Zentrum. Lecomte hat angenommen, daß die Kapsel septizid ist, er betrachtet also den plazentären Auswuchs nicht als Verwachsungsprodukt der Fruchtblattränder, sondern als Auswuchs auf der Mitte des Fruchtblattes, und zwar deshalb, weil das an dem Auswuchs liegende Gefäßbündel des Fruchtblattes das größte ist. Diese Annahme ist aber, wenn sie auch, solange die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens nicht untersucht ist, nicht direkt zu entscheiden ist, als durchaus unwahrscheinlich zurückzuweisen. Denn 1. müßte man dann annehmen, daß die Samenanlagen auf dem Fruchtblatt entstehen, was sehr selten z. B. bei Nymphaeaceen und Butomus vorkommt, 2. müßten dann die Narbenlappen kommissural sein, ein ebenfalls nicht

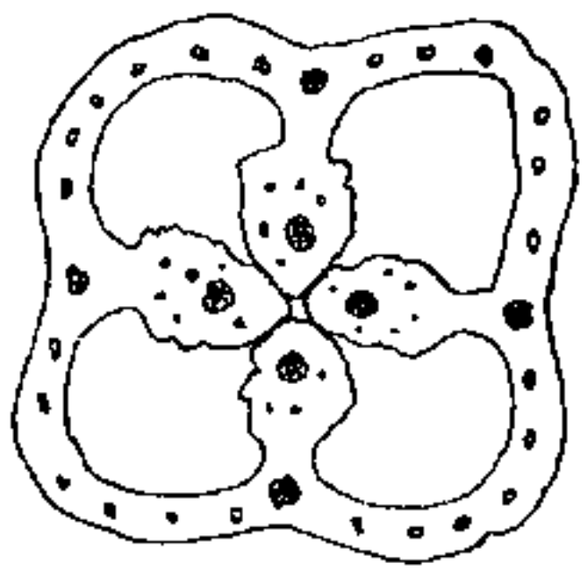


Fig. 20. Fruchtknotenquerschnitt

normales Verhalten. 3. würde der Kapselbau dann verschieden sein von den den Nepenthaceen zweifelsohne systematisch sehr nahestehenden Sarraceniaceen und Droseraceen, die lokulizide Kapseln haben. Daß dagegen der Kommissuralnerv der Fruchtblätter am stärksten ausgebildet ist, ist keineswegs sonderbar, da er ja an der Placenta liegt, also an der Stelle, die die Zufuhr der meisten Nahrungsstoffe erfordert.

Ich habe nun auch versucht, die Entwicklungsgeschichte der Samenanlagen genauer zu verfolgen. Als Material dazu dienten mir von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar auf Java gesammelte Blütenstände von Nepenthes ampullaria und melamphora. Leider hat die Untersuchung, die systematisch Interessantes versprach, nicht viel ergeben, einerseits, weil die jüngsten Fruchtknoten nur verkümmerte Samenanlagen enthielten, andererseits, weil die älteren Fruchtknoten, obwohl vollkommen entwickelt, nur in den allerwenigsten Fällen Embryonen enthielten. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß die Entwicklung der Frucht- und Samenschale von der des Embryo völlig unabhängig verläuft. Da dies bei einer größeren Anzahl Blütenstände so war und von den ebenfalls von Herrn Dr. Doposcheg-Uhlar mitgebrachten Samen derselben Spezies von vielen tausenden nur wenige nicht taub waren, so könnte dies Verhalten möglicherweise für die Nepenthaceen das normale sein. Obwohl die Erscheinung ziemlich häufig ist, scheint es doch interessant, daß sie Korschinsky — nach Diels — bei der systematisch nahestehenden Aldrovanda ebenfalls beobachtet hat.

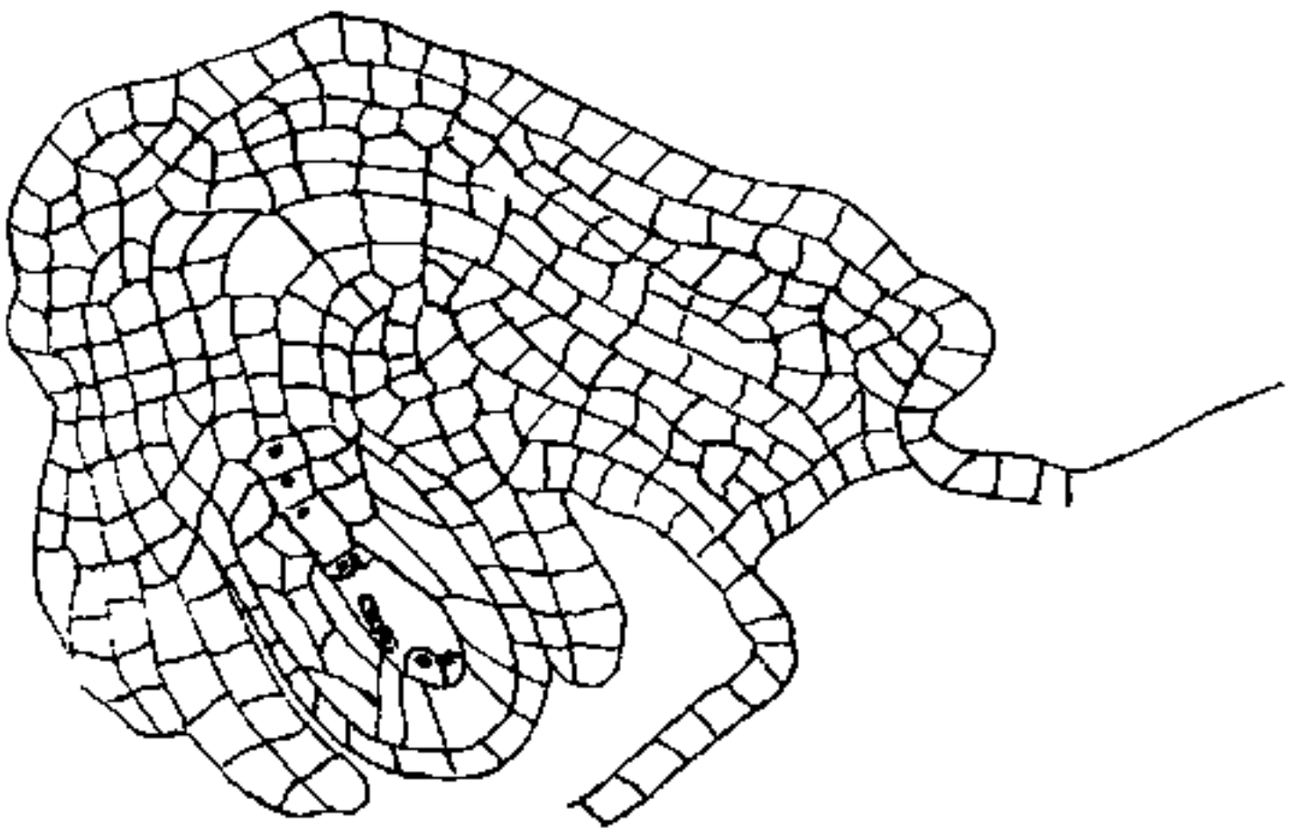


Fig. 21. Junge Samenanlage von Nep. ampullaria.

In den jüngsten Fruchtknoten, die bei der Untersuchung normale Samenanlagen zeigten, hatten diese das Aussehen von Fig. 21. Man sieht, daß die Samenanlage zwei Integumente besitzt, von denen das innere zuerst angelegt wird. Über die Teilung der Sporenmutterzelle kann ich nichts Bestimmtes aussagen, da ich kein junges Vergleichsmaterial hatte. Es scheint so, als ob sie eine Zelle nach oben abgibt, die sich dann nochmals teilt. In diesem Stadium sieht man auch schon angedeutet, daß die Verlängerung des Samens nach der Chalazzaseite

hin, durch stärkeres Wachstum der Chalazaregion hervorgerufen wird Gegenüber der Mikropylengegend am Funiculus befindet sich ein Gewebevorsprung, von dem man zunächst annehmen könnte, daß er vielleicht etwas mit der Verlängerung des Samens nach der Mikropylenseite zu tun hätte. Dem ist aber nicht so; denn spätere Stadien zeigen deutlich, daß diese Verlängerung vom äußeren Integument gebildet wird. Auch kann man den Vorsprung noch am reifen Samen als solchen erkennen. Ein etwas älteres Stadium zeigt den Embryosack deutlich. Er scheint ganz normal zu sein, jedenfalls konnten mit Sicherheit zwei Synergiden, die große Eizelle, die beiden sekundären Kerne und Antipoden — ihre Zahl konnte ich nicht genau feststellen – nachgewiesen werden. Von der Entwicklung des Embryo habe ich kein einziges Stadium erhalten, sondern nur die schon nahezu reifen Samen, deren Bau oben beschrieben ist. Die Blüten der Nepenthaceen verbreiten einen unangenehmen Duft, der zahlreiche Insekten anlockt, so daß neben der Windbestäubung die durch Insekten zweifellos eine große Rolle spielt.

4. Anatomische Verhältnisse.

Wurzel. Der Bau der Primärwurzel ist bereits bei der Keimung besprochen worden. Einige Zeit nach der Keimung entstehen an ihr in akropetaler Reihenfolge Seitenwurzeln. Bei meinen einjährigen Keimpflanzen waren diese mehrere Zentimeter lang, während die Primärwurzel sich kaum verlängert hat, also nur etwa 1 cm lang ist. Macfarlane gibt indessen an, daß sie während des ersten Jahres etwa 10—15 cm lang wird. Mir erscheint es sehr zweifelhaft, ob nicht wie bei den Droseraceen später die Wasserversorgung durch Adventivwurzeln besorgt wird. Der Querschnitt älterer Wurzeln zeigt eine dickwandige wurzelhaartragende Epidermis mit gewölbten Außenwänden, zwei Lagen ebenfalls dickwandiger ziemlich großer Rindenzellen und eine Endodermis mit typischen Casparischen Streifen. Das Pericambium ist sehr schwach ausgebildet, meist einschichtig, indessen treten die Gefäße auch oft bis an die Endodermis heran. Die Zahl der radiären Gefäßbündel variiert nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wird, zwischen drei und sechs. Die Holzteile enthalten Tracheiden und Tracheen, deren Englumigkeit auffällt. Der Siebteil ist normal. Die Wurzeln zeigen Korkbildung und sekundäres Dickenwachstum. Während das Wurzelsystem meiner Keimpflanzen ziemlich schwach entwickelt ist, zeigen unsere älteren Pflanzen eine außerordentlich ausgiebige Bewurzelung.

Stamm. Die Anatomie des Stammes ist bereits mehrfach untersucht worden, speziell von Zacharias und Macfarlane, auf deren Darstellungen und Abbildungen ich verweise. Die Untersuchungen von Zacharias sind von Heinicher erweitert worden, der besonders den Lianentypus des Stammes hervorhebt, der sich in der Weite der Gefäße, in dem geschlängelten Verlauf der Grenze zwischen Rinde und Holzkörper und der dadurch angedeuteten Zerklüftung des Holzkörpers kundtut. Charakteristisch für den Nepenthaceen-Stamm ist das Auftreten eines Spiralfaserringes zwischen Rinde und Gefäßbündelring und das massenhafte Vorkommen von isoliert liegenden Spiralfasern im ganzen Gewebe. Die Bedeutung dieser Zellen als Wasserspeicher ist von Kny und Zimmermann erkannt worden. Holle hat gefunden, daß sie sich schon in Berührung mit mäßig welkem Parenchym entleeren.

Blatt. Das typische Nepenthaceen-Blatt besteht aus Kanne, Ranke und Lamina. Die Lamina hat monokotylenähnliche Nervatur. Sie zeigt nur auf ihrer Unterseite Spaltöffnungen. Auf die Epidermis der Oberseite folgt ein ein- oder mehrschichtiges Wassergewebe, dann ein mehr oder weniger ausgebildetes Palisadenparenchym, unter dem schließlich das Schwammgewebe liegt. Die Ranke besitzt keine Besonderheiten. Im allgemeinen liegen die Siebteile nach unten, die Holzteile nach oben, doch kommt auch eine gewisse Annäherung an die Stammstruktur vor. Die Kanne besteht aus Deckel und Kannenhöhlung. Der Deckel ist gewöhnlich in der Mitte des Randes eingekerbt und oft, besonders bei Nepenthes Veitchi, in der Mitte stark verdickt. Er wird von zahlreichen Gefäßbündeln durchzogen, deren Siebteile nach oben gerichtet sind. Auf der Unterseite trägt er Nektardrüsen und erhöht gelegene Spaltöffnungen, die auch auf dem Deckel der Primärblätter auftreten. Die Gefäßbündel des Deckels vereinigen sich in seinem Ansatzpunkte mit denen der Kanne und schließlich verlaufen die Bündel in der Blattspitze und deren seitlichen Auswüchsen. Die Kannenhöhlung wird begrenzt und ausgesteift von dem Kragen, in dem die Gefäßbündel ohne Ordnung verlaufen. Das Kanneninnere läßt zwei Typen unterscheiden, Formen mit und ohne Gleitzone. Die Gleitzone ist eine mit wachsartiger Cuticula überzogene drüsenfreie Zone. Keine Gleitzone haben z. B. Nepenthes ventricosa, Lowii, deutliche Gleitzonen zeigen Nepenthes gracilis, alata. Bei manchen Arten differiert dies Verhalten bei den ascidia radicalia und caulina. So sind nach Macfarlane bei Nepenthes Raflesiana und melamphora die unteren Kannen ganz drüsig, die oberen haben eine Gleitzone. Bei Nepenthes ventricosa,

die im Münchener Garten nur eine Kannenform produziert, die keine Gleitzone hat, habe ich eine Kanne gefunden, die eine wohl ausgebildete Gleitzone besaß. Schon Oudemans und Wunschmann haben auf solche Vorkommnisse aufmerksam gemacht. Besonders interessant ist das Verhalten, das ich bei Nepenthes ampullaria beobachten konnte. Diese Form bringt nach Macfarlane sowie in allen von mir untersuchten Fällen — an Material, das zu ganz verschiedenen Zeiten gesammelt worden ist, — nur Kannen ohne Gleitzone hervor. Die Blätter der Keimpflanze zeigen indessen eine deutlich entwickelte breite Gleitzone, so daß man wohl schließen muß, daß die Ausbildung einer Gleitzone nicht eine nachträgliche Anpassung, sondern vielmehr der ursprüngliche Zustand war, der vielleicht nur bei Arten, für die die Gleitzone keine besondere Bedeutung hatte, aufgegeben wurde, um einer reichlicheren Drüsenentwicklung Raum zu geben. Die Gleitzone zeigt eigentümliche möndchenförmige, vorspringende Zellen. Macfarlane und dann unabhängig von ihm Haberlandt und Bobiscut haben gezeigt, daß sie die eine vorgewölbte Schließzelle einer verlagerten Spaltöffnung darstellen. Auch ich habe an Keimpflanzen von Nepenthse ampullaria noch deutlich diesen Ursprung erkennen können, da ich meist noch die zweite Schließzelle deutlich nachweisen konnte. Haberlandt legt ihnen die biologische Bedeutung bei, wohl dem herab- nicht aber dem heraufkriechenden Insektenfuß eine Stütze zu bieten und bezeichnet den vorliegenden Funktionswechsel als einen der interessantesten der physiologischen Pflanzenanatomie. Macfarlane will festgestellt haben, daß die „Möndchen“ als Hydathoden funktionieren, was ich nie beobachten konnte.

Drüsen. Goebel hat die Droseraceendrüsen auf einen einzigen Typus zurückgeführt, und so lag die Frage nahe, ob dies auch bei den Nepenthaceen möglich sei. Auch hatte er eine Vorstellung über das Zustandekommen der Insektivorie entwickelt, die später von Haberlandt für Pinguicula direkt erwiesen worden ist. Nach dieser Anschauung sollen die Ahnen der Insektivoren, die als Bewohner feuchter Standorte Hydathoden besaßen, zunächst ein schleimiges Sekret abgesondert haben, wohl um das Wasser langsamer verdunsten zu lassen oder auch, um es wieder absorbieren zu können. So konnten sie zunächst zufällig Insekten festhalten und die bei ihrer Verwesung in Lösung gehenden Nährstoffe aufnehmen, woraus sich dann die habituelle Insektivorie entwickelt hat. Auch für Nepenthaceen hat nun Haberlandt das Vorhandensein von Hydathoden wahrscheinlich gemacht und damit einen Zusammenhang zwischen Wasserausscheidung

und Insektivorie. Meine Untersuchungen haben nun das Vorhandensein von Hydathoden zweifellos festgestellt, worauf ich im experimentellen Teil zurückkomme, aber andererseits gezeigt, daß bei Nepenthaceen die Verdauungsdrüsen nicht von Hydathoden abstammen, sondern daß hier die Insektivorie aus einem ganz anderen Funktionswechsel entstanden ist.

Die Nepenthaceen-Drüsen folgen nämlich zwei verschiedenen Typen, die sowohl durch anatomische wie entwicklungsgeschichtliche Merkmale als auch durch ihre Funktion scharf geschieden sind. Den ersten Typus stellen die Hydathoden dar. Es sind flache Drüsen, die auf einem ein- oder mehrzelligen Fuß etwa 4—16 rosettenförmig angeordnete Zellen tragen. Sie sind außerordentlich zahlreich. Schon auf den Primärblättern finden sie sich teils sitzend, teils den Kopf eines Tentakels bildend. Ebenso sitzen sie auf den Folgeblättern und auch auf den Blütenblättern trifft man sie an, wo sie etwas höher differenziert sind dadurch, daß der Drüsenkopf hier nicht einschichtig, sondern im allgemeinen zweischichtig ist (Fig. 22). Auch ist hier die Zahl der Zellen in einer Schicht durchschnittlich größer als in der vegetativen Region. Verfolgt man nun die Entwicklungsgeschichte dieser Hydathoden, so sieht man, wie sich zunächst eine Epidermiszelle emporwölbt, dann durch eine perikline Wand eine Kopfzelle abschneidet. Darauf tritt gewöhnlich noch eine perikline Wand auf und nun teilt sich das Köpfchen durch Antiklinen, wodurch die Zellrosette entsteht Bei den Blütenhydathoden tritt natürlich auch noch in der Kopfzelle eine perikline Wand auf.

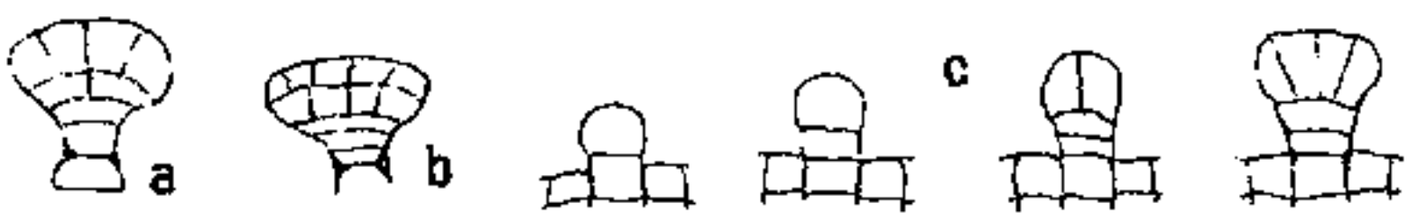


Fig. 22. Hydathoden in verschiedenen Stadien. *a* Blatthydathode. *b* Blütenhydathode. *c* Entwicklung der Blatthydathode.

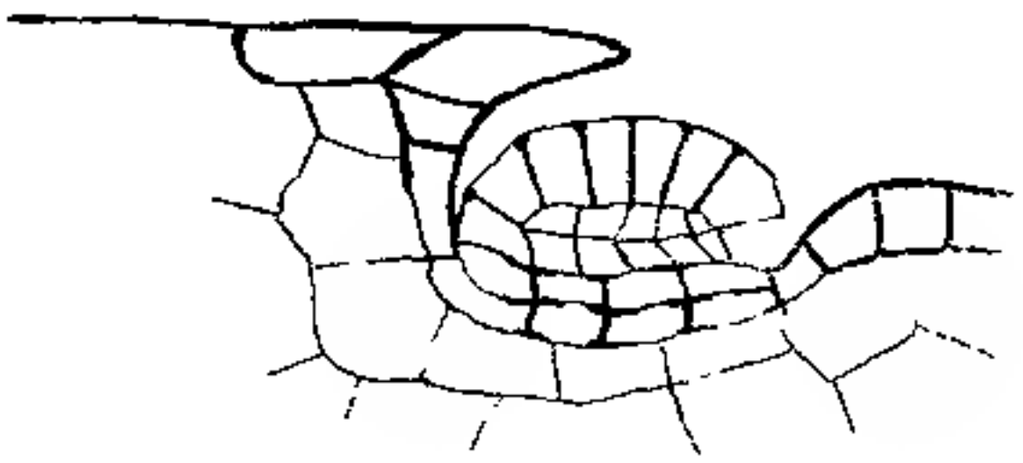


Fig. 23. Typische Verdauungsdrüse. Nep. compacta.

Der typische Vertreter des zweiten Drüsentypus ist die Verdauungsdrüse (Fig. 23). Während Korthals, Treviranus und Meyen die Verdauungsdrüsen für subepidermal hielten, erkannte Oudemans sie als erster als Epidermalgebilde. Eine solche Verdauungsdrüse bildet eine mehr oder weniger kreisförmige flache Scheibe, die aus mehreren Zellschichten besteht. Die äußerste Zellschicht, die die

Drüse nach der Kannenhöhlung hin abgrenzt, besteht aus Zellen mit kutinisierten Radialwänden, deren Längsdurchmesser in der Regel größer ist als ihr Querdurchmesser. Die Cuticula der Oberfläche ist nicht sehr dick. Membranzapfen verschiedener Größe springen in das Zellumen der Außenzellen der Drüsen vor. Fenner gibt an, daß die Cuticula von Nepenthes Rafflesiana ganz deutlich mit relativ großen Poren versehen sei. Ich konnte solche zwar nicht mit Sicherheit nachweisen, sondern an den Drüsen der im hiesigen Garten als Nepenthes Rafflesiana gezogenen Art sowie an anderen Arten ließ sich nur eine feine Granulierung nachweisen. Doch halte ich das Vorhandensein von Poren für nicht unwahrscheinlich. Auf die Außenschicht folgt bei den typischen Drüsen, z. B. bei denen von Nepenthes compacta,

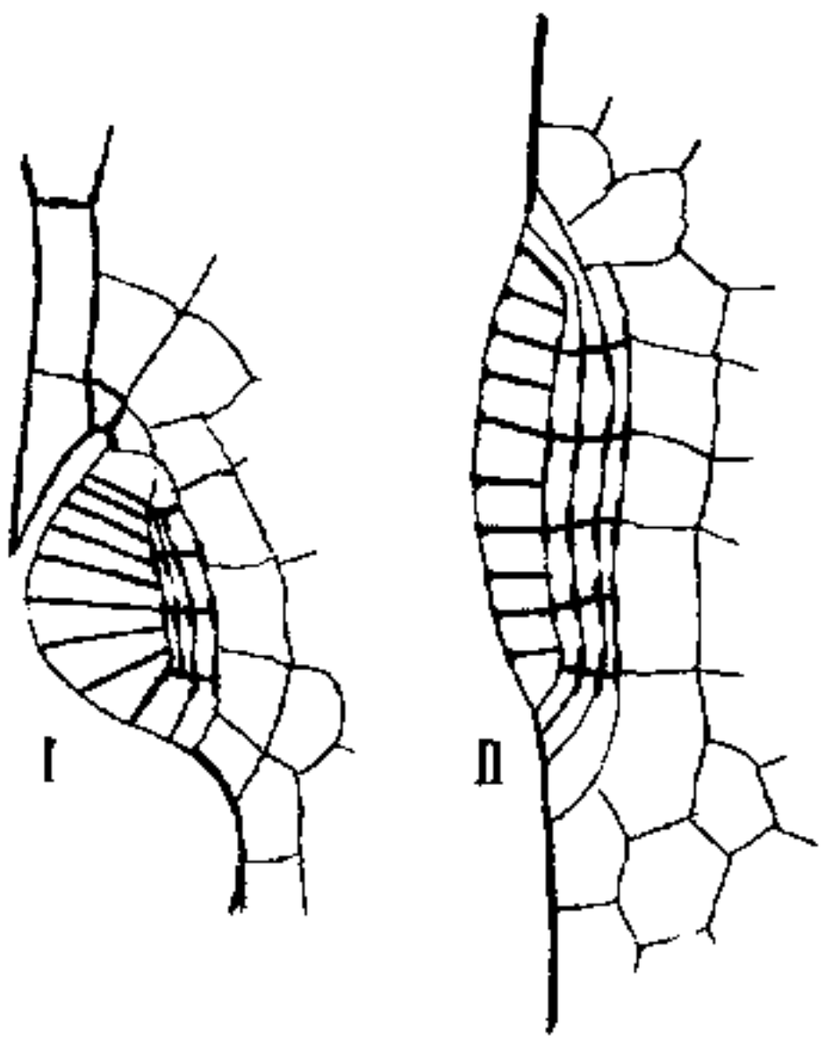


Fig. 24. *I* Drüse aus dem oberen, *II* Drüse aus dem unteren Teil des Kanneninneren von Nep. ventricosa.

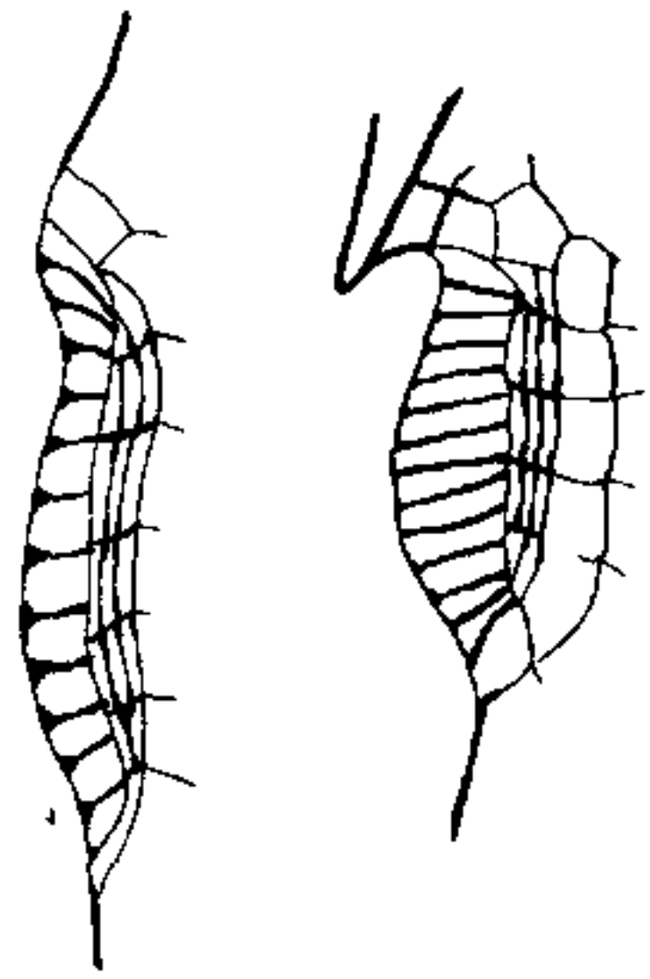


Fig. 25. Übergangsstadien zwischen oberen und unteren Verdauungsdrüsen von Nep. ventricosa.

nach innen zu eine gewöhnlich einige Zelllagen bildende Schicht etwa isodiametrischer dünnwandiger Zellen und auf diese wieder einige Zellreihen, die im Querdurchmesser bedeutend größer sind als im Längsdurchmesser. Ihre Radialwände sind stark kutinisiert, und die Kutinisierung greift auch auf die Tangentialwände über. Die ganze Drüse ist von einer Kappe bedeckt, die aus stark kutinisierten Zellen, deren Lumen größtenteils obliteriert ist, besteht. Die an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen geben Phloroglucinreaktion, sind also verholzt, ein bei Epidermiszellen nicht häufiges Vorkommen. Ich will nun einige spezielle Fälle beschreiben. Bei Nepenthes ventricosa (Fig. 24, 25) finden sich zwei Drüsentypen. Die im unteren Teile der Kanne befindlichen sind sehr flach und besitzen keine Kappe, die im

oberen Teil sitzenden sind viel gewölbter und besitzen eine Kappe. Bei beiden Formen fehlt übrigens die parenchymatische Mittelschicht gänzlich. Im mittleren Teil der Kanne finden sich Übergangsstadien, die den Beginn der Wölbung und Kappenbildung zeigen. Auch Nepenthes ampullaria zeigt einen Drüsendimorphismus. Die Drüsen der ersten Primärblätter haben keine Kappe, je später ein Blatt entstanden ist, eine um so stärker ausgebildete Kappenbildung zeigt es und die Kannen der Ascidia radicalia bedecken ihre Drüsen mit einer starken Kappe. Die Differenzierung der Drüsen bei Nepenthes ventricosa kann man sich biologisch deuten. Haberlandt schreibt den Kappen eine doppelte Bedeutung zu. Einmal sollen sie die Verdunstung des ausgeschiedenen Sekretes verzögern, dann dem Fuß eines herabkriechenden Insektes eine Stütze bieten, dem eines heraufkriechenden wehren. Da beide Funktionen von den in der Regel von Kannenflüssigkeit umspülten Drüsen am Grunde nicht erfüllt zu werden brauchen, so könnte deshalb bei ihnen die Kappenbildung unterbleiben. Schließlich möchte ich noch den Bau der Kannenwand von Nepenthes mixta erwähnen. Hier zeigen die an die Drüsen grenzenden Zellen außerordentlich stark verholzte Membranen. Auch nach außen, also nach dem Kanneninnern zu, nicht nur untereinander, zeigen sie Tüpfel. Hält man dies mit der Verholzung der Epidermismembranen zwischen den Drüsen überhaupt zusammen, so scheint es, als ob neben den Drüsen auch die dazwischen liegenden Partien irgendwie an der Absorptions- oder Sekretionstätigkeit der Kanne beteiligt sind.

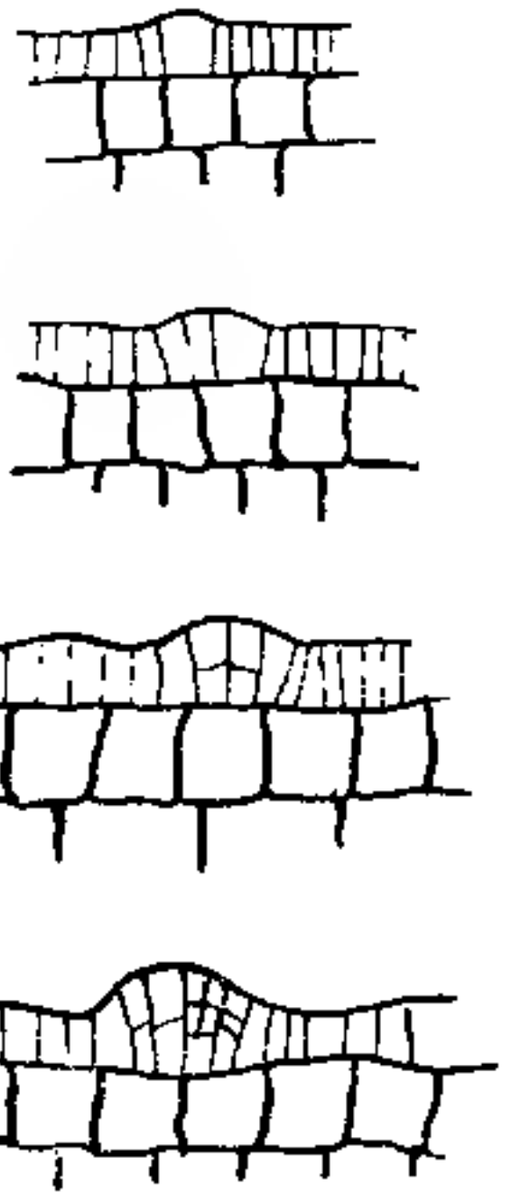


Fig. 26. Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen von Nep. comp.

Die Angaben über die Entwicklungsgeschichte der Drüsen sind widerstreitend. Wunschmann hatte gefunden, daß sie ganz aus einer Epidermiszelle hervorgehen, während Fenner nur die äußerste Schicht epidermal sein läßt, im übrigen aber eine Beteiligung hypodermalen Gewebes an der Drüsenbildung behauptet. Meine Untersuchungen an Nepenthes compacta bestätigen die Angaben Wunschmanns vollständig (Fig. 26). An Kannen, die etwa $1^1/_2$ cm lang sind, findet man die erste Anlage der Drüse, indem sich eine Epidermiszelle vergrößert und etwas vorwölbt, dann treten antikline Wände auf, die die Zelle in zwei, vier, acht Zellen zerlegen und nun erst treten auch

perikline Wände auf, die die Drüsen in mehrere Etagen fächern. Die Zellteilungen dauern in den tiefer gelegenen Zellen länger an als in den höher gelegenen und treten in jenen auch dann noch auf, wenn die äußerste Schicht schon völlig entwickelt ist. Daß an der Entwicklung nur die Epidermis beteiligt ist, kann man außer an der Lage der Zellen auch ganz deutlich daran sehen, daß die unter der Epidermis liegende Schicht bedeutend dickere Membranen hat als die Epidermis, wodurch man jede Zelle sofort als zur Epidermis gehörig oder nicht gehörig identifizieren kann. Mit der Drüsenentwicklung gleichzeitig vollzieht sich die Entwicklung der Überwallung. Zunächst vergrößern sich die betreffenden an die Drüsen angrenzenden Epidermiszellen nach dem Kanneninnern zu, dann treten auch in ihnen Zellteilungen auf.

Nicht nur im fertigen Zustande sind also die Verdauungsdrüsen und Hydathoden verschieden gebaut, auch die Entwicklungsgeschichte der Verdauungsdrüsen vollzieht sich ganz anders als die der Hydathoden. Bei diesen haben wir zuerst perikline, dann antikline Teilungen, bei jenen zuerst mehrere antikline und dann erst perikline Teilungen. Demgemäß ist auch nirgends eine Übergangsform zwischen beiden Typen zu finden. Da also offenbar diese beiden Typen nicht genetisch miteinander verknüpft sein können, so war es von höchstem Interesse, daß ich die Nektardrüsen der Petala vollkommen identisch mit den Verdauungsdrüsen fand. Auch hier bildet die ganze Drüse eine flache Scheibe, auch hier eine äußere Schicht länglicher Zellen mit kutinisierter Membran, nach innen zu dünnwandiges parenchymatisches Gewebe und als Abschluß gegen das Blattgewebe breite, flache Zellen, deren Radial- und teilweise auch Tangentialwände stark kutinisiert sind. Die völlige Übereinstimmung läßt keinen Zweifel an einer übereinstimmenden Entwicklung. Schon Macfarlane hat den übereinstimmenden Bau der Nektar- und Verdauungsdrüsen beobachtet, aber keinerlei Betrachtungen daran geknüpft. Da nun Nektardrüsen etwas im Pflanzenreiche weit verbreitetes sind, Verdauungsdrüsen aber eine spezielle Anpassung, so kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Nektardrüsen die phylogenetisch älteren sind. Um uns nun das Zustandekommen der Insektivorie bei Nepenthaceen verständlich zu machen, werden wir annehmen müssen, daß zunächst außer auf den Petala Nektardrüsen auch auf den Laubblättern aufgetreten sind, um Insekten anzulocken. Durch die klebrige Beschaffenheit des Sekretes werden zunächst rein zufällig kleine Insekten festgehalten worden sein und dadurch war, wie beim Pinguiculatypus, die Möglichkeit zu einer weiteren Ausbildung der Insektivorie gegeben. Auch bei Sarracenia

sind nach Macfarlane's Angaben die Verdauungs- und Nektardrüsen gleich gebaut, so daß wir auch bei Sarracenia die gleiche Entstehungsweise der Insektivorie annehmen müssen. Daß die Entwicklung sich tatsächlich so vollzogen hat, findet noch eine starke Stütze darin, daß auch Stamm und Blätter Honigdrüsen tragen (Fig. 27). Sie sind ihrem anatomischen Bau nach vollkommen übereinstimmend mit den Verdauungs- und Nektardrüsen der Petala. Macfarlane scheint diese Übereinstimmung, die sich in der Zusammensetzung aus den drei typischen Schichten ausprägt, völlig entgangen zu sein. Er erwähnt lediglich ihre Ähnlichkeit mit tierischen Drüsen und unterscheidet zwischen drei sezernierenden Schichten und zwei darunterliegenden, die den Membrana propria der tierischen Drüsen entsprechen sollen. Auf diesen Vergleich kommt er wegen ihrer Gestalt. Diese ist nämlich gegen die der Verdauungsdrüsen dahin abgeändert, daß die Drüse hier keine flache Scheibe mehr ist. Die Blattdrüsen sind an ihren Rändern schwach umgebogen, so daß ein Hohlraum entsteht, in dem, wie man sich leicht mit der Zunge überzeugen kann, zuckerhaltiges Sekret aufbewahrt wird. Noch weiter geht die Biegung der Stammdrüsen. Hier biegt sich die Drüse in der Mitte um, so daß ein schmaler Kanal entsteht, in dem das Sekret Platz findet. Die biologische Bedeutung dieser Gestaltung beruht offenbar darauf, daß das Sekret vor Verdunstung und mechanischer Abstreifung geschützt werden soll. Vielleicht kommt auch in Betracht, daß die in Berührung mit dem Sekret stehende Oberfläche vergrößert wird, wodurch eine leichtere Resorption ermöglicht ist, und darin würde dann eine gewisse Analogie mit entsprechend gebauten tierischen Drüsen liegen. Ähnlich gebaute Drüsen finden sich auch auf der Deckelunterseite. Sie unterscheiden sich von den Verdauungsdrüsen dadurch, daß sie oft eine kreisförmige Umwallung besitzen. Man könnte annehmen — und Wunschmann hat die Vermutung geäußert — daß die Kreisförmigkeit des Walles mit der Lage der Drüse zum Erdradius zusammenhängt. Dem ist jedoch nicht so, denn auch die Verdauungsdrüsen, die unten am Kannengrund sitzen, also an einer horizontalen Fläche, zeigen eine einseitige Überwallung.

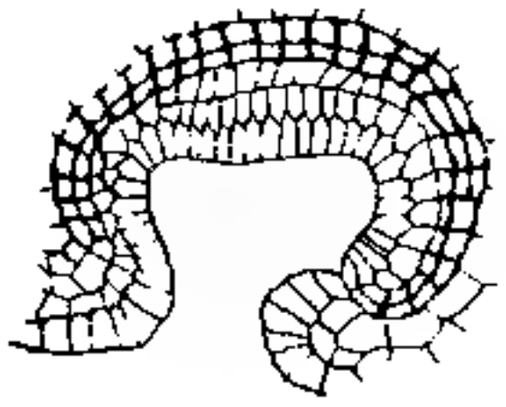


Fig. 27. Blattdrüse von Nep. comp.

Es bleibt nur noch die Behandlung der Randdrüsen. Dickson hat gefunden, daß an dem in die Kanne hineingebogenen Teil des Kragens zwischen jedem Zahn eine längliche honigsezernierende Drüse sitzt, die vom Randgewebe überwallt wird. Ihre Entwicklungsgeschichte

ist von Macfarlane angegeben worden, aber falsch. Schon Heide, der die Entwicklungsgeschichte des Kragens als erster richtig dargestellt hat, hält die Angaben Macfarlanes nicht für recht glaubhaft. Der anatomische Bau der fertigen Drüse erweist sich dem Typus nach als völlig übereinstimmend mit dem der Verdauungsdrüsen. Auch hier findet sich eine kutinisierte Außenschicht aus länglichen Zellen, auf diese folgt ein sehr langgestrecktes parenchymatisches Gewebe, das in seiner Mitte längliche zugespitzte, also etwas prosenchymatische, dünnwandige Zellen aufweist, und die ganze Drüse wird gegen ihre Umgebung durch eine Schicht breiter, flacher Zellen mit stark kutinisierten Radial- und teilweise kutinisierten Tangentialwänden abgeschlossen. Wie bei den Verdauungsdrüsen liegt auch hier in der Nähe der Drüse eine Gefäßbündelendigung. Nach der Schilderung und der Abbildung (Fig. 28) müßte man nun eine der der Verdauungsdrüsen analoge Entwicklungsgeschichte annehmen, denn lediglich die stärkere Entwicklung der parenchymatischen Schicht unterscheidet ja die beiden Formen. Nun hat auch Macfarlane angegeben, daß diese Drüsen epidermal entstanden seien. Er gibt aber nur eine Abbildung des mittleren Stadiums, die eine offenbar stark seitlich getroffene Drüse zeigt. Ich habe an Mikrotomschnitten die Entwicklung genau verfolgt. Es zeigt sich, daß lediglich die Außenschicht der Drüse epidermalen Ursprungs ist. An ganz jungen Stadien sieht man einige Epidermiszellen sich etwas stärker hervorwölben und vergrößern (Fig. 29). Das unter ihnen befindliche Gewebe der Randwucherung ist sehr protoplasmareich und in lebhafter Teilung begriffen. In späteren Stadien schreiten diese Teilungen fort, die Epidermiszellen verlängern sich immer mehr, so entsteht ein nach außen vorspringender Zellkomplex, der sich auch nach innen ziemlich weit erstreckt (Fig. 30). Mit der weiteren Vergrößerung des Randauswuchses geht auch die Teilung des unter der drüsigen Epider-

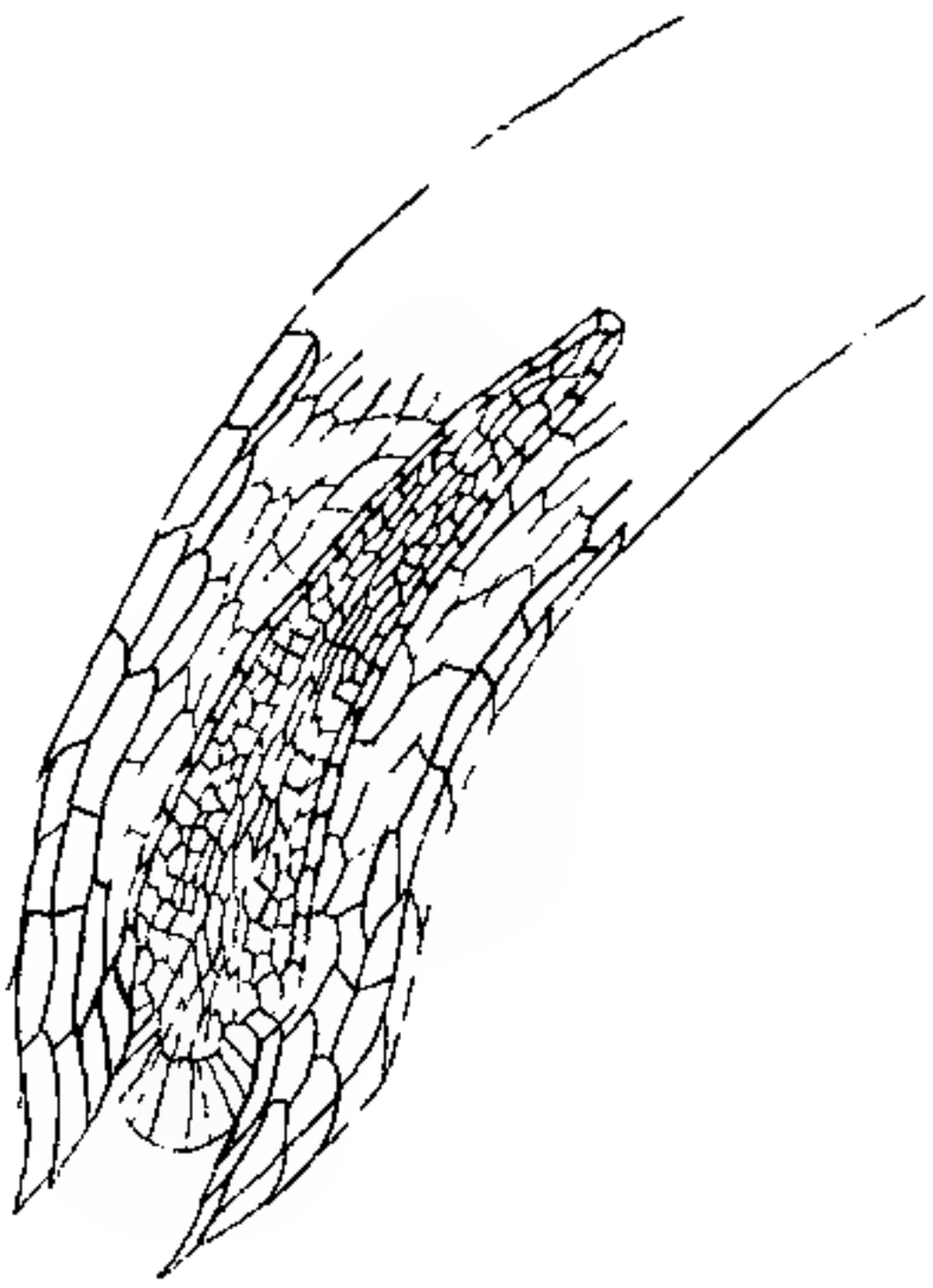


Fig. 28. Nep. comp. Entwickelte Randdrüse.

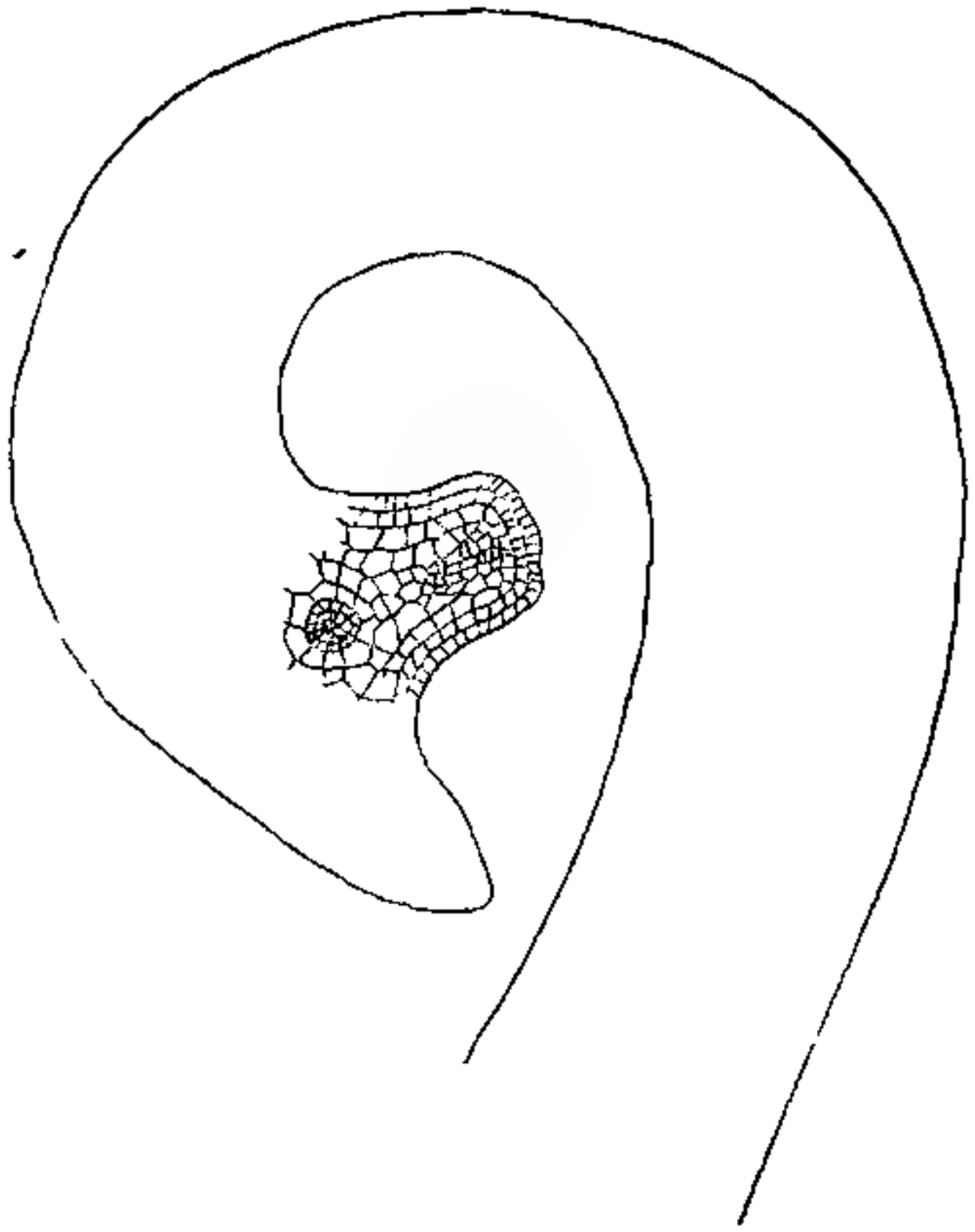


Fig. 29. Randdrüsenbildung von Nep. comp. I. Stadium.

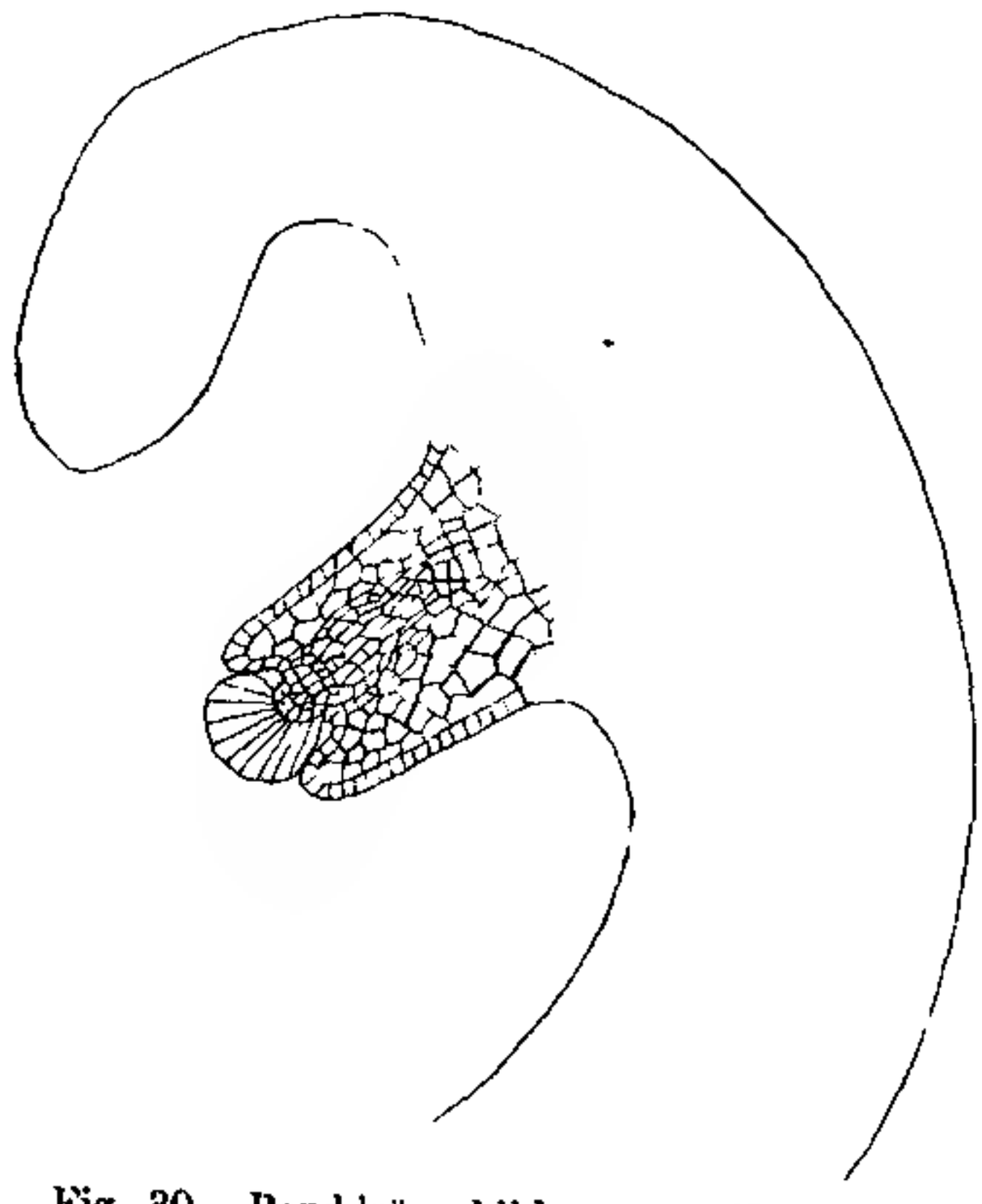


Fig 30. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium.

mis gelegenen Gewebepolsters weiter. Die in der Mitte liegenden Zellen strecken sich zu ihrer etwas prosenchymatischen Form und schließlich erscheinen die erwähnten Kutinisierungen, die die Drüse vom Gewebe des Randes abheben und die Radialwände der Außenschicht bedecken. So haben wir denn hier den merkwürdigen Fall vor uns, daß zwei analoge Drüsengebilde, die Nektar- und Verdauungsdrüsen einerseits, die Randdrüsen andererseits, ganz verschiedene Entwicklungsgeschichte zeigen. Die ersteren sind reine Epidermisgebilde, die letzteren Drüsen, an denen die Epidermis nur eine Schicht bildet, während der übrige Drüsenkörper vom Binnengewebe geliefert wird. Auch der Rand der Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigte Drüsen. Und zwar hatten die ersten Blätter entsprechend der geringen Ausdehnung des Randes nur eine Drüse, allmählich traten mehr auf. Die Entwicklungsgeschichte dieser Drüsen habe ich nicht untersucht.

5. Die systematische Stellung der Nepenthaceen.

Von den älteren Autoren, wie Adanson, Robert Brown, Brogniart, Blume, Link, Baillon wurden die Nepenthaceen in die Nähe der Cytinaceen und Aristolochiaceen gestellt. In der Tat weisen sie viele Berührungspunkte mit diesen auf, speziell im Bau des Androeceums, andererseits weichen sie durch ihre meist dachige Kelchpräfloration, die Vier- oder Dreizahl der Frucht- und Perianthblätter, die hypogyne Insertion des Perianths und die Morphologie des Blattes erheblich von diesen ab. So haben denn schon Lindley, Eichler, Hallier, Macfarlane und Engler sie zu den Sarraceniaceen und Droseraceen gestellt. Wettstein hält eine Verwandtschaft der Nepenthaceen mit den Droseraceen hingegen für unwahrscheinlich. Die vorliegende Untersuchung hat nun eine Reihe von Merkmalen zutage gefördert, die die Verwandtschaft dieser drei Familien als unzweifelhaft erscheinen lassen. So sind für die Verwandtschaft mit den Droseraceen vor allem die Tetradenbildung der Pollenkörner, die übereinstimmende Keimungsgeschichte und Reduktion des Primärwurzelsystems, das Auftreten von drüsentragenden Tentakeln, die beide funktionell umgewandelte Blattpartien darstellen, als neue wichtige systematische Charaktere zu nennen. Für die Verwandtschaft mit den Sarraceniaceen sprechen vor allem die Ähnlichkeit in Entwicklung und Bau der vegetativen Organe, die Übereinstimmung des Ursprungs der Verdauungsdrüsen aus Nektarien, und die zwischen spiralig und zyklisch stehende Stellung der Staubblätter. Ich gebe hier eine Tabelle, die die Bauverhältnisse der drei Familien der Reihe der Sarraceniales erläutern soll. Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß die drei Familien in den meisten Charakteren eine außerordentliche Übereinstimmung zeigen. Demgegenüber fallen die vorhandenen Verschiedenheiten kaum ins Gewicht. Die Ausbildung von Griffel und Narbe z. B. variiert auch in den einzelnen Familien stark, die Bildung eines gefächerten Fruchtknotens aus einem ungefächerten, wie es bei den Droseraceen die Regel ist, ist leicht verständlich, hat ja auch Roridula unter den Droseraceen einen solchen. Demnach ergibt sich als Resultat dieser systematischen Erörterungen, daß die Reihe der Sarraceniales eine natürliche darstellt.

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüten eingeschl.	Blüten 2 geschl.	Blüten 2 geschl.
Blüten homochlamydeisch, jedoch in Differenz der beiden Kreise Andeutung der Heterochlamydie	Blüten diplochlamydeisch	Blüten diplochlamydeisch

Nepenthaceae	Sarraceniaceae	Droseraceae
Blüte radiär, im Androeceum Stellung zuweilen unregelmäßig	Blüte radiär, Stellung der Staubblätter unregelmäßig	Blüten radiär
Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig	Fruchtknoten oberständig
Karpelle 4 oder 3	Karpelle 3—5	Karpelle 2—5, selten 4
Karpelle von Grund aus verwachsen, die vorspringenden Scheidewände fächern die Kapsel	Karpelle von Grund aus verwachsen, Scheidewände fast oder ganz die Kapsel fächernd	Karpelle von Grund aus verwachsen, keine Scheidewände oder (Roridula) durch vollständige Scheidewände gefächert
Griffel fehlend oder klein	1 gut entwickelter Griffel	Griffel 3—5, selten 1
Narben 4 oder 3 über der Mitte der Karpelle stehend	Narben 3—5 über der Karpellmitte stehend	Narben 3—zahlreich. Narben an der langen Griffelsäule oder häufiger die Narben auf den fein verteilten Griffelarmen über der Karpellmitte
Kapsel loculicid	Kapsel loculicid	Kapsel loculicid
Samen sehr viele	Samen sehr viele	Samen sehr viele
Samenhaut membranös, nach 2 Seiten verlängert, locker anliegend	Samenhaut membranös, kranzförmig oder flügelartig ausgezogen	Samenhaut membranös, fest oder locker anliegend oft nach zwei Seiten verlängert
Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo	Endosperm mit kleinem Embryo
Pollen in Tetraden	Pollen?	Pollen in Tetraden
Kelch und Krone 4—3zählig, in zwei Kreisen abwechselnd	Kelch 8—5zählig, ebensoviel Korollblätter, mit den Kelchblättern abwechselnd	Kelch 5—4, Korolle 5—4, mit den Kelchblättern abwechselnd
Primärwurzel reduziert	Primärwurzel vorhanden	Primärwurzel fehlend
Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung	Halbsträucher oder Sträucher mit spiraler Blattstellung
Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen	Insektivore Blätter mit Verdauungsdrüsen und Tentakeln
Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Die Nektarien zeigen den gleichen anatomischen Bau wie die Verdauungsdrüsen	Nektarien fehlen

II. Biologisch-physiologischer Teil.

1. Biolologisches über die Insektivorie.

Während durch die Untersuchungen von Darwin, Goebel, Vines, Clautriau und vielen anderen die Tatsache der Insektivorie über allen Zweifel erhaben festgestellt ist und gelegentliche ablehnende oder zweifelnde Äußerungen heutzutage keinerlei Berechtigung mehr haben, sind die Ansichten über die spezielle Bedeutung der Insektivorie

noch recht geteilt und ungeklärt. Einige Forscher sehen in ihr, wenigstens bei vielen Arten, eine Luxusanspassung, andere erachten sie als eine für die Erhaltung der betreffenden Arten unter den natürlichen Lebensbedingungen notwendige Einrichtung. Die einen betrachten die Zufuhr stickstoffhaltiger Substanzen als ihren Hauptzweck, die anderen, besonders Stahl und sein Schüler G. Schmidt messen der durch die Insektivorie bedingten Zufuhr von Nährsalzen den größten Wert bei. Stahl hat darauf aufmerksam gemacht, daß die Insektivoren niemals Mykorrhiza haben, als deren Sinn er ja die erleichterte Nährsalzaufnahme betrachtet. Andererseits kommen sie fast stets auf nährsalzarmen torfigem Boden vor, der ihnen kaum die nötige Nährsalzmenge bieten dürfte. G. Schmidt hat dann diese Ideen weiter bearbeitet. Für Drosera rotundifolia kommt er zu dem Schluß, daß Wurzelsystem und Transpirationseinrichtungen nicht hinreichend ausgebildet sind, um der Pflanze an ihren natürlichen Standorten die genügende Menge Bodenstoffe zu übermitteln. Für Nepenthes dürften diese Verhältnisse kaum zutreffend sein. Erstens besitzt diese Gattung ein recht gut ausgebildstes Wurzelsystem, und wenn man auch keinesfalls von vorn herein aus der Zahl und Stärke der Wurzeln auf ihre Leistungsfähigkeit schließen darf, so ist doch hier nicht der mindeste Grund, diese Leistungsfähigkeit gering einzuschätzen. Die Transpirationsverhältnisse habe ich an abgeschnittenen Blättern im Vergleich zu denen einiger anderer Arten bestimmt. Es transpiriert unter denselben Verhältnissen:

Nepenthes (Blatt schwach ledrig)	1 qcm	in	4 St.	0,026 g
Aphelandra (Blatt schwach ledrig)	1 „	„	4 „	0,022 g
Norantea (Blatt stark ledrig)	1 „	„	4 „	0,020 g
Helianthus (Blatt zart)	1 „	„	4 „	0,083 g
Cyrthantera (Blatt zart)	1 „	„	4 „	0,120 g

Die Übersicht zeigt, daß die Transpiration von Nepenthes durchaus normal ist, soweit sich dies nach den an abgeschnittenen Blättern gewonnenen Ergebnissen beurteilen läßt.

Eine zweite Stütze der Stahlschen Anschauung sieht Schmidt in der bei allen Insektivoren zu beobachtenden primitiven Ausbildung des Assimilationsgewebes. Wenn freilich der Schluß von mangelndem Palisadenparenchym auf geringe spezifische Assimilationsenergie — denn diese ist doch das Maß der Assimilationskraft — recht gewagt ist, und wenn übrigens auch bei gut belichteten Blättern vieler Arten ein nicht schlecht ausgebildetes Palisadenparenchym nachweisbar ist[1]), so habe

1) Auch Solereder gibt für Nepenthes gracilis und Boschiana ein wenigschichtiges kurz- und breitgliedriges Palisadengewebe an.

ich mich doch durch einige Versuche mit der Jodmethode davon überzeugt, daß die CO_2-Assimilation von Nepenthes wohl nicht sehr kräftig ist.

Was den Standort betrifft, so ist Nepenthes zweifellos in der Hauptsache ein Bewohner feuchter schattiger Wälder. Es finden sich jedoch in der Literatur zahlreiche Angaben über ihr Vorkommen auf trockenem Sandboden (Nepenthes gracilis noch Korthals, Nepenthes melamphora nach Clautriau) und auf fruchtbarem vulkanischem Boden.

Nimmt man das über Transpiration, Assimilation und Standortsverhältnisse von Nepenthes Gesagte zusammen, so wird man darin keine ausgesprochene Stütze der Stahl'schen Auffassung, es aber wohl vereinbar mit ihr finden. Die besonders von Haberlandt hervorgehobene Beobachtung, daß in den Kannen sich oft recht wenige Insekten finden, erfährt durch die Beobachtungen Heinricher's an Nepenthes melamphora eine Einschränkung. Heinricher hat einerseits als Wolfsgruben funktionierende etiolierte Kannen mit sehr beträchtlichem Insektenfang gefunden, andererseits auf die außerordentlich starke Entwicklung der Kannen in der Gipfelregion der von Nepenthes bewohnten Bäume aufmerksam gemacht, wo zweifellos die Fangbedingungen ebenfalls sehr günstig sind. In unseren Gewächshäusern war der Fang stets sehr reichlich, so daß ältere Kannen meist eine etwa 1 cm hohe Schicht von ausgesaugten Chitinpanzern kleiner Kerbtiere, oft auch Spinnen und Fliegen enthielten. Soviel ist nach den bisherigen Versuchen über Fang, Verdauung und Stoffaufnahme gewiß: Die Insektivoren entnehmen den von ihnen gefangenen Insekten organische und anorganische, stickstoffhaltige und stickstoffreie Nahrung. Es ist ferner gewiß, daß im Kampfe ums Dasein jede auf dem Wege der Insektivorie gewonnene Nahrungsmenge den Pflanzen nützlich sein muß und ihnen einen Vorteil gewährt, genau so wie jedem im sozialen Kampf ums Dasein Stehendem jede Erwerbsquelle von Gütern, die er anderen gegenüber voraus hat, von Vorteil ist. Nicht fraglich sind also die Tatsachen der Insektivorie und der Nutzen der Insektivorie. Durchaus fraglich ist aber vorläufig, ob unter den natürlichen Lebensbedingungen die Insektivorie nur vorteilhaft oder notwendig ist für die dauernde Erhaltung der Art. Und fraglich ist ferner, ob der Vorteil oder die Notwendigkeit der Insektivorie unter den natürlichen Bedingungen auf der Zufuhr bestimmter Stoffe beruht oder nicht. Diese grundlegenden Fragen sind einzig und allein durch experimentelle Prüfung unter den natürlichen Lebensbedingungen zu lösen.

2. Versuche über Wasserausscheidung und Wasseraufnahme.

Im anatomischen Teil ist bereits der Bau der von Haberlandt als Hydathoden gedeuteten Drüsen geschildert worden. Die von Haberlandt noch offen gelassene Frage nach ihrer Funktion ist von mir endgültig in positivem Sinne entschieden worden. Es wurden wiederholt eine Anzahl Kannen über eine Woche in völlig dampfgesättigter Atmosphäre gehalten, was durch Überstülpen von mit nasser Watte verschlossenen Gläsern erreicht wurde. Eine Wasserausscheidung wurde auch an den allerjüngsten Kannen nicht beobachtet. Derselbe Versuch wurde mit den jüngsten entfalteten Blättern wiederholt. Über den Drüsen traten fast stets Tröpfchen auf. Faltet man die noch in der Knospenlage befindlichen Blätter der in feuchter Gewächshausluft stehenden Pflanzen auseinander, so kann man sie fast stets mit Feuchtigkeit bedeckt finden. Eine Untersuchung des Sekretes zeigte einen geringen Gehalt an Schleim und Salzen. Daß es sich aber nicht um hygroskopisch angezogenes Wasser handelt, bewies folgender Versuch. Einige mit ausgeschiedenem Wasser bedeckte Blätter wurden auf Objektträgern abgeklatscht. Nach völliger Verdunstung der Flüssigkeit brachte ich die Objektträger in eine feuchte Kammer. Sie blieben völlig trocken. Macfarlane gibt an, auf Grund von Experimenten zu der Annahme gekommen zu sein, daß diese Drüsen wasserabsorbierend wirken. Er gibt indessen, soweit ich sehe, keine nähere Beschreibung der Versuche und dürfte vermutlich lediglich das Wasserabsorptionsvermögen der Drüsen geprüft haben. Meine Beobachtungen an den noch unentfalteten Blättern zeigen deutlich, daß die Drüsen unter normalen Verhältnissen als wasserausscheidende Organe funktionieren. Daß sie unter Umständen z. B. bei Regenfall nach Trockenheit auch wasserabsorbierend wirken können, soll damit nicht bestritten werden, doch ist nach Haberlandt ihr Absorptionsvermögen nicht beträchtlich. Eine sehr auffällige, bereits von Haberlandt erwähnte Erscheinung ist, daß diese Hydathoden, wenigstens die Köpfchenzellen, sehr frühzeitig absterben und sich bräunen. Im allgemeinen ist die Funktionstüchtigkeit dann sicher sehr gering, wenngleich ich auch an bereits gebräunten Hydathoden Ausscheidung beobachten konnte. Es erscheint mir nicht unwahrscheinlich, daß die Hydathoden einen Funktionswechsel

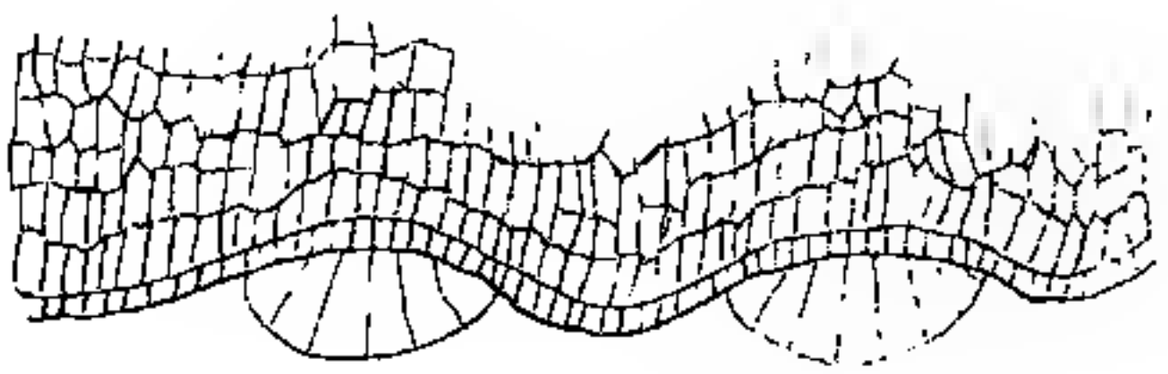


Fig. 31. Randdrüsenbildung von Nep. comp. II. Stadium. Flächenansicht.

durchmachen und daß sie im gebräunten Zustande durch Ausdünstungen als insektenanlockende Drüsen funktionieren. Leider habe ich über diesen Punkt noch keine Untersuchungen anstellen können.

Im Anschluß an die Hydathodenversuche will ich noch einige Versuche anführen, die ich über die Wasserabsorptionsfähigkeit der Kanne angestellt habe. Bei zwei Blättern, ausgewachsen und etwa gleich groß, wurden die Kannen entleert, ausgewaschen und mit je 10 ccm H_2O (Leitungswasser) gefüllt, darauf die Kannen mit Watte verschlossen.

Blatt 1 wird in mit Wasser gefülltem Erlenmeyerkolben und unter Glasglocke gestellt.

Blatt 2 steht in leerem Erlenmeyerkolben.

Versuchsdauer vom 1. Mai 9 Uhr vorm. bis 2. Mai 9 Uhr vorm.

Blatt 1 enthält nach 24 Stunden 9 ccm H_2O.

Blatt 2 „ „ 24 „ 3,9 „ H_2O.

Andere Versuche ergaben ein entsprechendes Resultat. Die Kanne kann also zur Deckung von Transpirationsverlusten beträchtliche Wassermengen abgeben. Für natürliche Verhältnisse ist in Betracht zu ziehen, daß der Kanneninhalt nicht Wasser, sondern eine etwas schleimige Salzlösung ist. Soviel ich aus der Literatur ersehen kann, liegen nur alte Analysen von Völker über die Zusammensetzung der Flüssigkeit vor. Er fand 0,85 bis 0,92 % Trockenrückstand beim Eindampfen. Der aus noch ungeöffneten Kannen des Münchener botanischen Gartens gewonnene Saft enthielt nur 0,24 % Trockenrückstand, bestehend aus 0,13 % Mineralstoffen und 0,11 % organischen Substanzen. Bereits Sachs hat darauf hingewiesen, daß das Sekret viel konzentrierter ist als das der Hydathoden, die im Durchschnitt nach Pfeffer 0,001 bis 0,05 % feste Substanz beim Verdampfen hinterlassen. Ich habe mittels Gefrierpunktmessung des einer Anzahl noch ungeöffneter Kannen entnommenen Sekretes den osmotischen Druck des Saftes zu durchschnittlich 0,95 Atmosphären bestimmt. Selbst bei völliger Impermeabilität gegen alle Stoffe des Sekretes würde also schon eine Senkung um 1 Atmosphäre unter den maximalen Turgeszenzzustand genügen, um den Zellen der Kanneninnenwand die Möglichkeit der Wasseraufnahme aus der Kanne zu gewähren. Je konzentrierter die Lösung ist und wird, um so größer muß die Senkung unter dem Sättigungszustand sein. Da nach neueren Untersuchungen über die Permeabilität von Pflanzenzellen gegenüber Salzen eine wenigstens zeitweise Impermeabilität gegenüber der Salzlösung, die die Kannenwand ständig umspült, sehr wahrscheinlich ist, und überdies

aus der Tatsache, daß auch in von der vollen Turgeszenz entfernten Kannen sich noch dauernd Sekret findet, auf diese Impermeabilität wenigstens bis zu einem gewissen Grade geschlossen werden muß, so kommt der relativ hohen Konzentration des Kannensaftes vielleicht eine ökologische Bedeutung zu, nämlich die, daß sie das Austrocknen der Kanne erschweren soll. Andererseits wird auch in der Natur durch Regenfälle der Kannensaft oft sehr verdünnt sein, wie dies in den Gewächshauskannen infolge von Spritzwasser stets der Fall ist, und dann wird zweifellos in trockenen Zeiten die Kannenflüssigkeit für den Ersatz des durch Transpiration verlorenen Wassers von Bedeutung sein. Daß die Pflanze solche Wasserreserven braucht, darauf deutet ja auch das Vorhandensein der zahllosen Speichertracheiden.

3. Versuche über Stecklingsbildung und künstliche Erzeugung von Primärblättern.

Das Auftreten von Folgeblättern gegenüber den so abweichend gebauten Primärblättern legte die Frage nahe, ob man die Primärblätter nicht experimentell erzeugen könne. Wie Goebel erkannt, und wie er und seine Schüler nachgewiesen haben, stellen ja die Primärblätter Hemmungsbildungen dar. Deshalb kam es darauf an, Blätter unter schlechten Ernährungsverhältnissen zur Entwicklung zu bringen. Ich habe diese Absicht auf verschiedene Weise zu erreichen versucht. Zunächst wurde eine Anzahl von Pflanzen geköpft, dann die Pflanzen oberhalb, unterhalb oder oberhalb und unterhalb der Achselknospen geringelt, mehr oder weniger vollständig. Obwohl die Pflanzen durch Umbinden von feuchtem Sphagnum vor dem Vertrocknen geschützt waren, gelangte ich auf diese Weise nicht zum Ziele; denn die ersten austreibenden Blätter der Achselknospen entwickelten gar keine Kanne und Ranke, und wenn sie abgeschnitten wurden, um zu verhüten, daß die nun folgenden Blätter durch ihre Assimilate ernährt wurden, ging die Knospe ein. Ferner habe ich versucht, die mit einem Stück Holzkörper herausgeschnittenen Achselknospen als Stecklinge zu verwenden. Wenn nicht sehr viel Holz an den Achselknospen blieb, gingen die Stecklinge, die teils in Sphagnum oder Gemischen von Sphagnum und Osmunda, teils in verdünnten Nährlösungen gezogen wurden, ein. Es gelang einige zur Ausbildung der Blätter und zur Wurzelbildung zu bringen, die übrigens erst eintrat, nachdem die ausgetriebenen Blätter schon ziemlich groß waren. Sie entsprachen aber meinen Erwartungen wenig, insofern, als lediglich eine Reduktion der Ranke eintrat und damit eine recht unbedeutende Annäherung an die

Primärform. Dasselbe Resultat erhielt ich, wenn ich unterhalb der Achselknospe — das Tragblatt wurde bei allen geschilderten Versuchen entfernt — einen Tangentialschnitt anbrachte und nun den ganzen Sproß in Sphagnum legte. Hier trat zwar in der Regel leicht Bewurzelung ein, indes habe ich, wenn nun die Trennung vom Sproß vorgenommen wurde, aus diesen Stecklingen niemals Primärblätter erhalten. Alle diese Versuche wurden mit Nepenthes mixta und compacta ausgeführt. Bessere Erfolge hatten Versuche mit Nepenthes ampullaria. Diese Art bildet recht verschiedene Blattformen: Zunächst die ausführlich beschriebenen Primärblätter, dann an Kurztrieben Rosetten von Kannen, die entweder nur ein Flagellum oder Flagellum und kleine Spreite aufweisen, ferner an Langtrieben Blätter, deren Spreite bedeutend größer ist als bei den Kurztrieben, und die entweder an mehrere Zentimeter langen Ranken Kannen tragen oder an nur einigen Millimeter langen Ranken verkümmerte Kannen zeigen. Setzt man nun Stecklinge von Langtrieben mit Achselknospen, so zeigen die austreibenden Achselknospen stets rosettenförmige Anordnung der Blätter, die an kaum angedeuteter Ranke meist verkümmerte Kannen zeigen. Es tritt also hier eine deutliche Annäherung an die Verhältnisse der Keimpflanze auf, die sich sowohl in der Blattstellung als in dem beinahe völligen Verlust der Ranke dokumentiert. Aber in einzelnen Fällen geht die Reduktion noch weiter. So habe ich ein Blatt erhalten (Fig. 32), das vollkommen einem Primärblatt glich, indem auch hier die Kanne gleichsam der Blattspreite auf ihrer Unterseite angewachsen war. so daß also auf der Oberseite die Blatträndер vollkommen kontinuierlich auf die Kannenoberfläche traten. Auch saß der Deckel mit breitem Ansatz an wie bei den Primärblättern. Doch war die Spreite sowohl absolut wie relativ zur Kannengröße nicht unbeträchtlich größer als bei den Primärblättern. Ferner traten an den Ampullariastecklingen oft linealische Blätter auf, die nur an ihrer Spitze eine Einbuchtung ihrer Oberfläche zeigten, der dann auf der Unterseite ein mit Tentakeln besetzter Vorsprung entsprach. Wenn ich auch aus Mangel an Material die Versuche mit Nepenthes ampullaria nicht in größerer Zahl vornehmen konnte, so zeigen doch

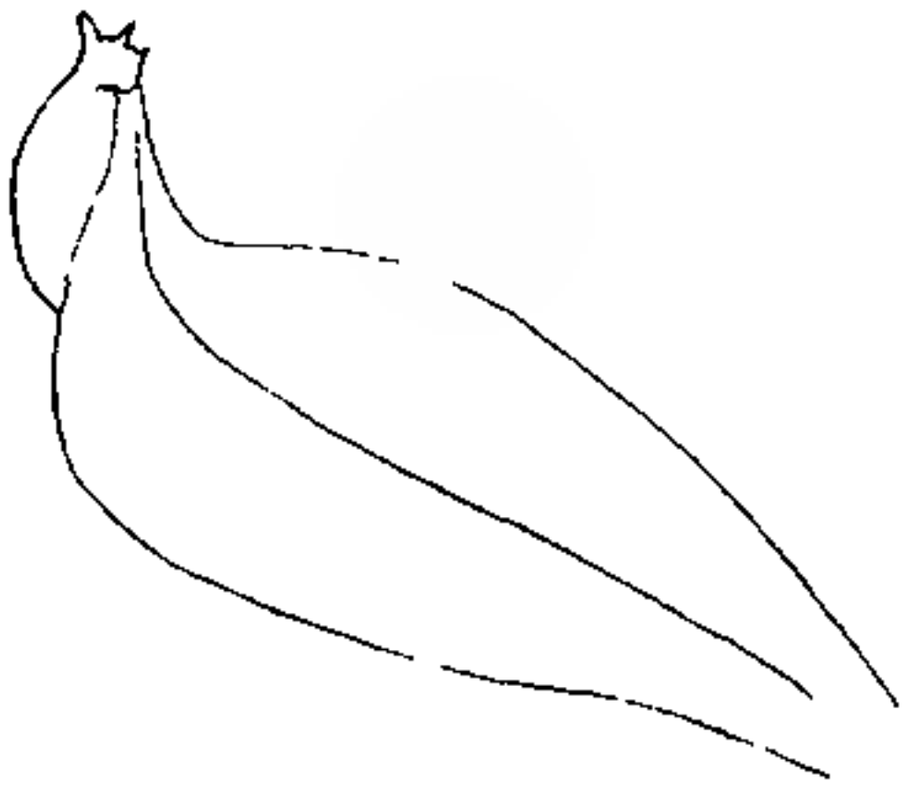


Fig. 32. Experimentell erzeugtes Primärblatt von Nep. ampullaria.

die angeführten Resultate, daß auch bei Nepenthaceen die Primärblätter als Hemmungsbildungen aufzufassen sind und daß es möglich ist, durch Stecklinge Primärblätter experimentell hervorzurufen.

4. Reizphysiologisches, besonders über den Geotropismus und die Dorsiventralität der Kanne.

Die Fähigkeit der Insektivorie hat bis jetzt das Interesse derjenigen Untersucher, die mit physiologischer Fragestellung an die Untersuchung von Nepenthaceen gingen, so in Anspruch genommen, daß über die Reizphysiologie von Nepenthaceen fast noch nichts bekannt ist, obwohl die eigenartige Entwicklungsgeschichte des Blattes auf eigenartige Reizbarkeitsverhältnisse hinweisen mußte.

Zuerst hat Goebel vermutet, daß die Aufkrümmung der heranwachsenden Kanne eine an der Grenze von Kanne und Ranke stattfindende geotropische sei. Auf Grund zweier Versuche scheint auch Solms diese Ansicht sehr wahrscheinlich. Er legte eine Kanne horizontal mit den Flanken oben und unten, eine andere, die noch nicht ganz ihre Aufkrümmung vollendet hatte, stellte er invers. Im ersten Falle beobachtete er Aufwärtskrümmung der Kanne unter Deformation derselben, im zweiten Falle entwickelte sich unter Entwicklungsstörungen die Kanne in der inversen Lage weiter. Indessen wurden — nach Solms eigener Angabe — diese Versuche mit Kannen angestellt, die bereits zu alt und ausgewachsen waren, um eindeutige Resultate zu geben.

Ich hatte nun Gelegenheit, nicht nur den Verlauf der Entwicklung und der Wachstumsbewegungen während zweier Jahre an mehreren tausend Kannen zu verfolgen, sondern ich habe auch mit vielen hunderten von Kannen Experimente anstellen können, und zwar habe ich hauptsächlich mit Nepenthes compacta, in einigen Fällen mit Nepenthes mixta, experimentiert. Alle Angaben gelten zunächst nur für Nepenthes compacta, da die Verhältnisse nicht bei allen Arten gleich sind. Wie schon im morphologischen Teil erwähnt, krümmt sich die Ranke, die zunächst in einer Geraden mit der Mittelrippe der Spreite liegt, unter starker Streckung bei der Blattentfaltung nach unten. Es war also zu untersuchen, ob diese Krümmung auf Geotropismus, Epinastie oder der mechanischen Schwerewirkung der Kanne bzw. der Ranke selbst beruhe, oder ob zwei oder drei Faktoren bei der Krümmung mitwirken. Zu diesem Zwecke wurden zwei Pflanzen an der horizontalen Achse des Klinostaten rotiert. Schon nach ein- bis zweitägiger Rotation hatten sich die jungen gekrümmten Ranken

vollkommen gerade gestreckt und in die Verlängerung der Mittelrippe der Lamina gestellt. Und in dieser Richtung wuchsen sie auch weiter. Natürlich mußten sie, um eine geotropische Reizung durch Lageveränderung während der Rotation zu vermeiden, befestigt werden. Bei ganz jungen Ranken genügte es, wenn man die Stelle, wo Ranke und Blatt aneinander stießen, mit Bindfaden an einen in den Topf gesteckten Bambusstab anband, so daß also die Ranke völlige Krümmungsfreiheit besaß. Bei längeren Ranken wurde noch etwa 3 cm höher ein Knoten um Ranke und Stab geschlungen, jedoch behielt auch hier das Rankenende völlige Freiheit und auch ein Krümmungsbestreben in dem locker angebundenen Teil hätte sich sofort bemerkbar gemacht.

Um die eventuelle mechanische Wirkung des Gewichtes von Ranke und Kanne zu prüfen, wurden Ranken horizontal gelegt und durch Auflegen auf Bambusstäbe unterstützt. Stets trat Abwärtskrümmung ein. Dasselbe Resultat erhielt ich, als ich an der Grenze von Kanne und Ranke einen Bindfaden befestigte, an dessen anderem Ende ein kleiner das Gewicht von Ranke und Kanne äquilibrierender Stein angebunden war, und den Faden über einen über dem Blatt befindlichen Draht führte. Daraus geht hervor, daß die Krümmung auch keine Lastkrümmung ist. Also muß sie geotropisch sein.

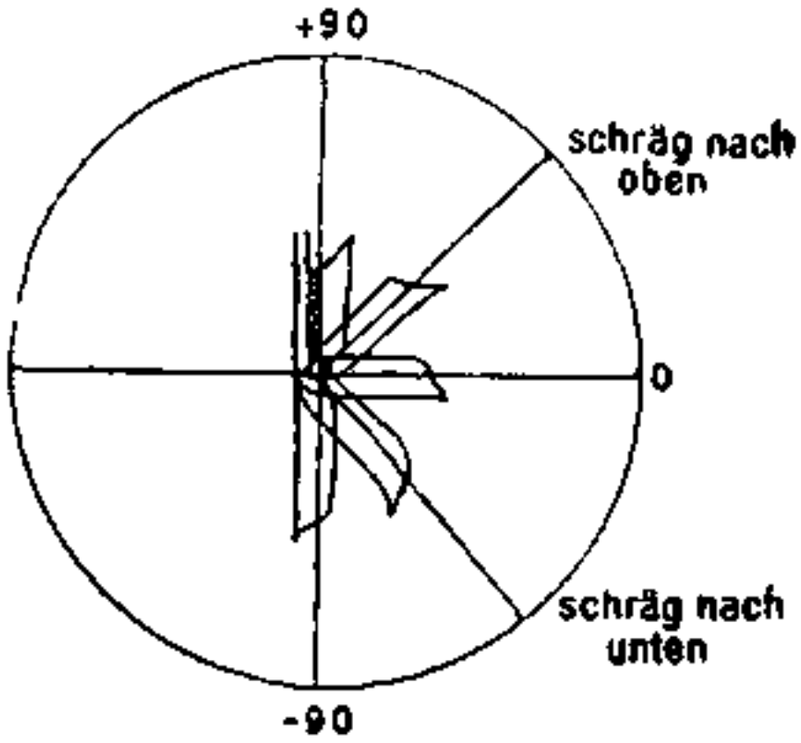


Fig. 33 Schema zur Erläuterung der Versuchsanordnung.

Die Ranke ist also zunächst rektipetal und positiv geotropisch. Es fragt sich, ob sie dies auch während der ganzen Blattentwicklung bleibt. Für die Rektipetalität ergibt sich dies mit großer Wahrscheinlichkeit daraus, daß, abgesehen von der einen positiv geotropischen Krümmung, die Ranke völlig gerade ist und bleibt. Zur Untersuchung des geotropischen Verhaltens der Ranke in späteren Entwicklungsstadien ist eine genauere Kenntnis des Reaktionsvermögens von Ranke und Kanne in diesen Stadien nötig, und diese Kenntnis suchte ich mir durch eine Anzahl systematisch durchgeführter Versuchsreihen zu verschaffen. Zum Verständnis der Versuche muß ich einiges vorausschicken. Untersucht wurden fünf verschiedene Stadien, wie aus dem Schema Fig. 33 ersichtlich, Stadien, die, wie im morphologischen Teil beschrieben, das Blatt im Laufe seiner Entwicklung durchläuft: Stadium $-90{,}0$, $+90$ und die dazwischen liegenden „Kanne schräg nach unten“ und „Kanne schräg nach oben“. Jedes einzelne dieser

Stadien habe ich in vier Lagen untersucht und zwar so, daß in jedem dieser Stadien die Kanne 1. vertikal, 2. horizontal, 3. schräg nach oben, 4. schräg nach unten lag. Dadurch ergeben sich 20 verschiedene Fälle. Aber in diesen 20 Fällen ist die Lage noch nicht eindeutig bestimmt. Da die Kanne ein dorsiventrales Gebilde ist, so kann noch unterschieden werden, ob die Alae nach oben oder nach unten, die Kanne also auf dem Rücken oder Bauch liegt oder ob sie auf einer Flanke liegt, und ferner war zu untersuchen, wie in jedem Falle die Reaktion ausfällt, wenn Ranke und Kanne, nur die Ranke oder nur die Kanne Bewegungsfreiheit haben. Auf diese Weise ergaben sich, wie aus den Tabellen (pag. 277—280) ersichtlich, 168 Versuchsanordnungen. Aber selbst die angeführten Versuche reichen noch nicht dazu aus, ein vollkommenes Bild der Reaktionen von Kanne und Ranke zu geben. Vergegenwärtigt man sich das im morphologischen Teil über den Kannendimorphismus Gesagte, daß man nämlich unterscheiden muß zwischen Kannen, deren Alae der Ranke zugewandt, abgewandt sind und solchen, die sich mit der Flanke aufkrümmen, so sieht man, daß eigentlich noch jede dieser drei Blattformen in jedem Falle hätte untersucht werden müssen. Schematisch durchgeführt habe ich aber die Untersuchung nur bei den Ascidia radicalia. Bei den Ascidia intermedia und caulina habe ich davon absehen können, da nach den an den Ascidia radicalia gewonnenen Ergebnissen zur Klarlegung der Verhältnisse bei den anderen Formen eine geringere Anzahl von Versuchen genügte. Die Tabellen beziehen sich also auf die Ascidia radicalia. Fast jede Versuchsanordnung ist in mehreren Fällen untersucht worden und dabei hat sich ergeben, daß oft bei ein und derselben Lage und Stadium — dasselbe Stadium zum mindesten soweit als das Entwicklungsstadium äußerlich am Grad der Kannenaufkrümmung erkennbar ist — zwei bis drei verschiedene Reaktionsmöglichkeiten vorhanden sind. Dies liegt einerseits daran, daß individuelle Verschiedenheiten in der Reaktionsfähigkeit vorhanden sind, zum Teil aber daran, daß eben der Aufkrümmungswinkel kein sicheres Kriterium für den Entwicklungsgrad abgibt. Das kann man oft schon äußerlich erkennen. So ist die Krümmungsfähigkeit der Ranke verschieden, sie nimmt mit dem Alter ab und erlischt schließlich. Bei einiger Vertrautheit mit der Pflanze kann man sie nach der Dicke und Härte der Ranke abschätzen und findet dann, daß z. B. bei manchen Blättern im Stadium zwischen 0° und +90° die Ranke noch sehr reaktions-, bei anderen schon sehr wenig reaktionsfähig ist. Auf diese Verhältnisse komme ich noch bei der Diskussion der Versuchsergebnisse zurück. Zunächst noch einige Bemerkungen zur Versuchsmethodik.

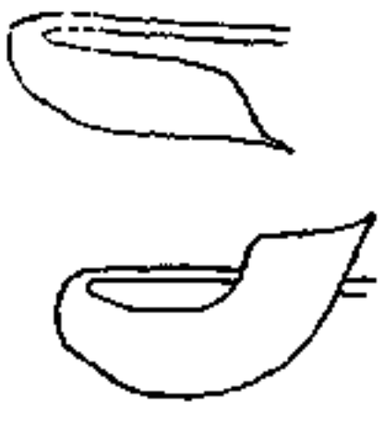
Die Blätter wurden im allgemeinen dadurch in die richtige Lage gebracht, daß um das an die Spreite stoßende Ende der Ranke ein grober Bindfaden geknüpft wurde, der seinerseits an einen Draht oder einen passend angebrachten Holz- oder Bambusstab geknotet wurde. Der dicke rauhe Bindfaden hat eine sehr beträchtliche Reibung, so daß er auch ganz fest an der Ranke hält, wenn man den Knoten nicht stramm zusammenzieht. Tut man nämlich letzteres, so treten oft durch Quetschungen Verwundungen auf, die zum Absterben, zum wenigsten aber zur Aufhebung der Reaktionsfähigkeit und des Weiterwachstums führen. Wenn nur die Kanne beweglich sein sollte, wurde die Ranke wenigstens stellenweise eingegipst. Die Eingipsmethode hat allerdings gewisse Fehler. Das Durchbrechen des Gipsverbandes läßt sich bei den in vollem Wachstum begriffenen jungen Ranken und Kannen oft nicht vermeiden; denn wählt man den Gipsverband sehr stark, so wird oft das wachsende Organ durch den von ihm selbst hervorgebrachten Druck erdrosselt. Bessere Resultate erhielt ich mit Anbinden der Ranke an einen dünnen Holzstab von der Länge der Ranke, indem an beiden Enden der Ranke, eventuell auch an einigen Stellen dazwischen Bindfaden um Ranke und Stab gesponnen und verknotet wurde. Schädlich wirkte ein völliges Einspinnen der Ranke mit Zwirn; man sieht dann nach Entfernung des Zwirns deutlich eine Reihe brauner Streifen auf der Ranke, woraus sich ohne weiteres ergibt, daß Störungen auch in den Reizkrümmungen auftreten. Bei entsprechender Berücksichtigung der besprochenen Fehlerquellen reichen indessen die angegebenen Methoden völlig dazu aus, um widerspruchsfreie und jederzeit reproduzierbare Versuchsresultate zu erhalten.

Sollte nur die Ranke reaktionsfähig sein, so versuchte ich dies in analoger Weise wie bei der Kanne durch Eingipsen der Kanne oder der Kannenbasis zu erreichen. Wenn es auch in einzelnen Fällen gelang, Ergebnisse zu erzielen, so erwiesen sich hier doch die Störungen durch Absterben oder Durchbrechen des Gipsverbandes als so beträchtlich, daß auf diesem Wege in vielen Fällen eindeutige Versuchsergebnisse nicht gewonnen werden konnten, z. B. ein Ergebnis darüber, ob geotropische Reizleitung von Kanne zu Ranke stattfindet oder nicht. Weiter unten wird hierfür eine andere Methode angegeben.

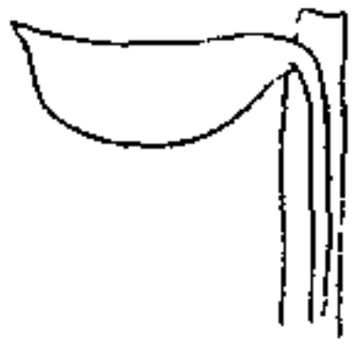
Der Diskussion der Versuchsresultate möchte ich vorausschicken, daß es sich bei diesen Reaktionen nicht um phototropische oder photonastische handelt, da sie, wie die unmittelbare Beobachtung im Gewächshaus lehrt, keinerlei Beziehung zur Lichtrichtung zeigen und wie ich durch Einstellen von Pflanzen in Kästen aus schwarzer Pappe fest-

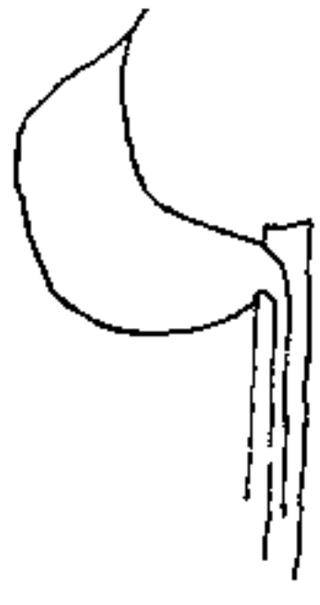
stellte, im Dunkeln genau ebenso verlaufen wie im Hellen. Damit ist natürlich keineswegs behauptet, daß die Kannen in keinem Falle phototropisch empfindlich seien oder photonastisch reagieren könnten. Während bei einigen Arten freilich ein eventuell vorhandener Phototropismus nach meinen Beobachtungen äußerst gering sein müßte, z. B. bei der von mir hauptsächlich zu den Versuchen verwandten Nepenthes compacta, könnte vielleicht bei anderen Arten in gewissen Entwicklungsstadien ein merklicher Phototropismus vorhanden sein. Ich konnte bis jetzt erst wenige Versuche in dieser Richtung anstellen, indem ich junge Kannen von Arten, die nach Gewächshausbeobachtungen einen gewissen Phototropismus zu besitzen schienen, in schwarze Pappzylinder mit einem schmalen Spalt stellte und untersuchte, ob eine Krümmung nach oder vom Spalt oder senkrecht vom Spalt eintrat. Die bis jetzt angestellten Versuche fielen negativ aus, doch ist eine ausführliche Prüfung der Frage erforderlich.

Aus meinen Versuchen geht nun folgendes hervor: Wird Kanne und Ranke in irgendeinem Stadium der Entwicklung in eine andere als die normale Lage zur Schwerkraft gebracht, so biegt sich die Ranke senkrecht nach unten, d. h. in die normale Lage und führt dadurch auch die Kanne in diese, vorausgesetzt, daß Kanne und Ranke oder wenigstens Ranke in ihrer Reaktionsfähigkeit nicht künstlich gehemmt werden (z. B. Versuch 1, 16, 25, 34, 37, 61, 70, 133). Daraus folgt, daß die Ranke in allen Entwicklungsstadien positiv geotropische Reaktionen ausführen kann. Da diese Reaktionen gleichgerichtet und gleich ausfallen, welche Seite der Ranke auch nach oben zu liegen kommt, so ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß die Ranke geotropisch radiär reagiert. Unentschieden bleibt zunächst noch, ob die Krümmung kraft eigenem Geotropismus oder infolge von Reizleitung von der Kanne aus ausgeführt wird. Die Reaktionsfähigkeit der Ranke erlischt etwas früher als die der Kanne. Legt man also z. B. bereits völlig aufgekrümmte und entwickelte Kannen horizontal, so biegt sich die Ranke, falls noch reaktionsfähig nach unten, falls nicht mehr reaktionsfähig, sucht sich die Kanne aufzukrümmen. Diese Aufkrümmung beginnt im allgemeinen etwa in der Mitte der Kanne und schreitet nach der Basis fort (s. Fig. 34, Versuch 24). Daraus geht hervor, daß die Kanne negativ geotropisch ist, wenigstens im ausgewachsenen Zustande (vgl. Versuch 34, 102, s. Fig.). Versuche mit Kannen früherer Entwicklungsstadien, bei denen eine Rankenkrümmung verhindert wurde, ergeben ebenfalls negativ geotropische Krümmung. Aber allzuviel läßt sich aus diesen Versuchen nicht entnehmen, da die Reaktionszeit lang

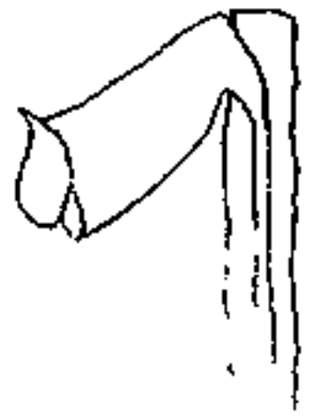


Zu Vers. 24.



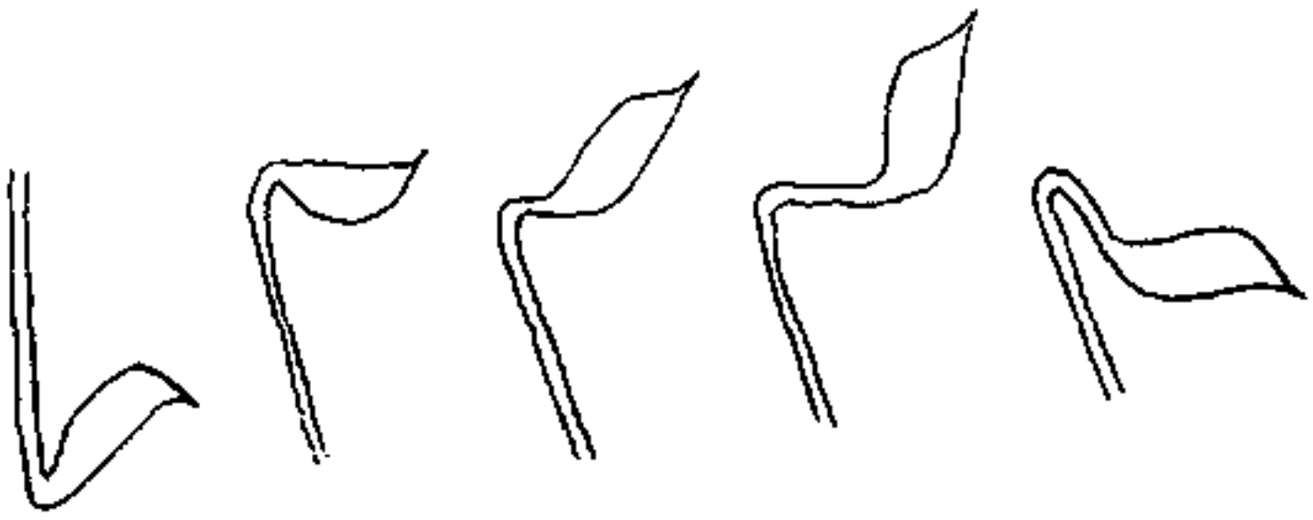


Zu Vers. 18.



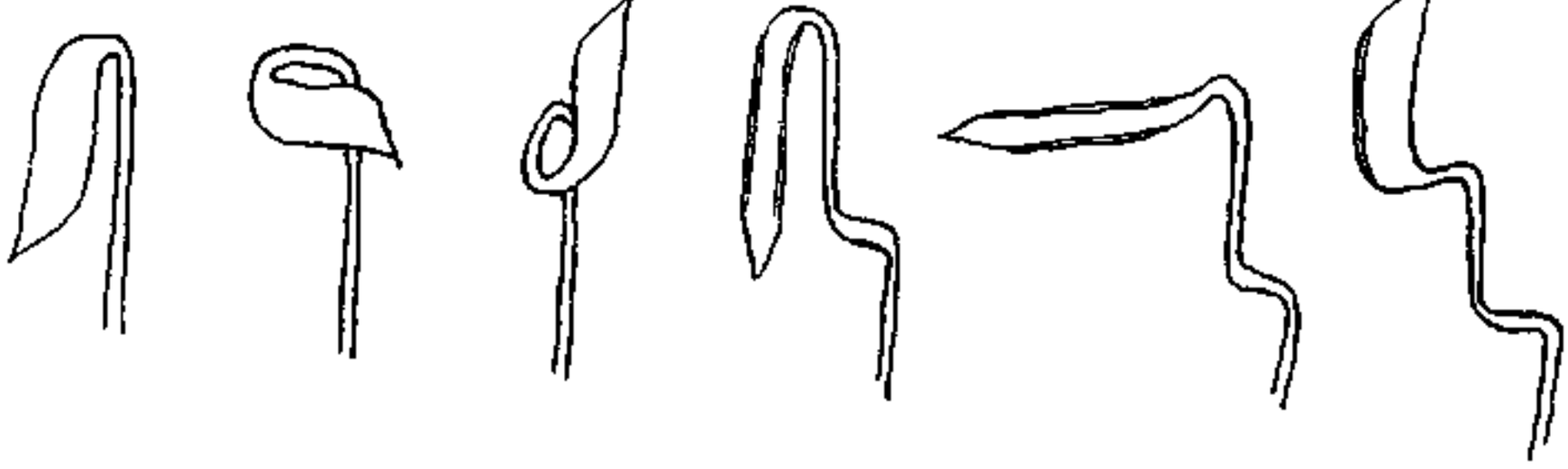
Zu Vers. 63.

Zu Vers. 102.

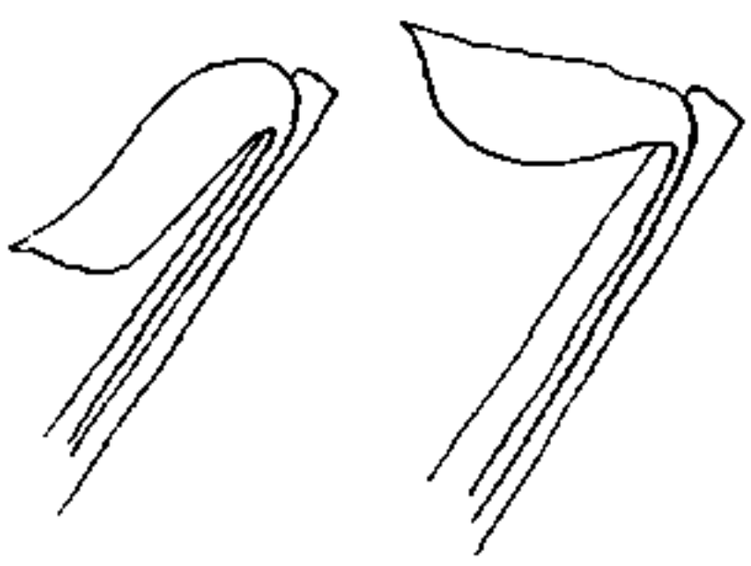


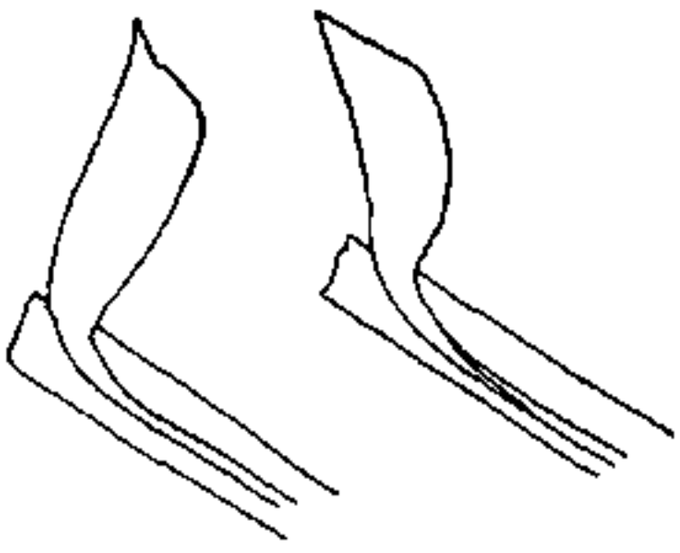
Zu Vers. 43.

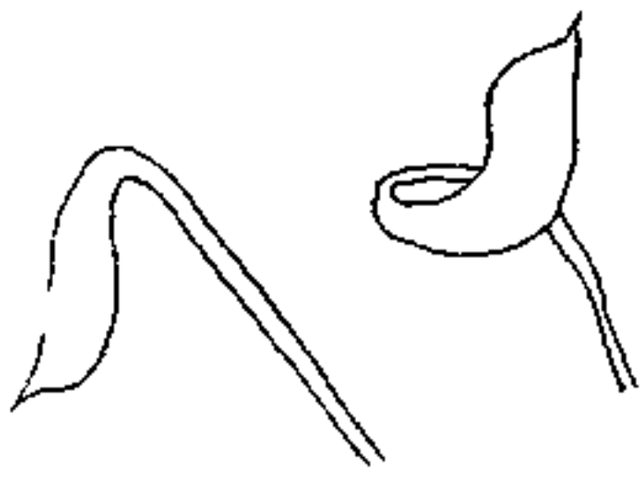
Zu Vers. 61.



Zu Vers. 61.







Zu Vers. 105. Zu Vers. 141. Zu Vers. 73.

Fig. 34. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

ist, wenige Tage bis wochenlang, und inzwischen in der sich weiter entwickelnden Kanne Umstimmungen vor sich gegangen sein können, so daß man kein sicheres Bild von der geotropischen Reizbarkeit in dem Stadium erhält, in dem die Ablenkung aus der Ruhelage vorgenommen wurde. Nur soviel läßt sich sagen, daß die Kanne erst ein gewisses, nach äußerlichen Merkmalen bis jezt nicht zu präzisierendes Entwicklungsstadium erreicht haben muß, um sich selbst geotropisch krümmen zu können und daß das Endresultat einer jeden Krümmung die normale Vertikalstellung oder eine auf die normale Vertikalstellung der Kanne hingerichtete Krümmung ist. Daher läßt sich auch nicht ohne weiteres entscheiden, welche geotropische Sensibilität die Kanne in dem Stadium hat, in dem sie vertikal nach unten sieht und noch in einer Richtung mit der Geraden ist.

Ist die Kanne aufgekrümmt und der Ranke parallel, so liegt zwischen Ranke und Kanne ein kleines mehr oder weniger horizontales Stück, das ich kurz als „Zwischenstück" bezeichne. Das Zwischenstück ist weder morphologisch noch physiologisch scharf charakterisiert. Als Charakteristikum der Kanne muß man Ausgehöltsein und Dorsiventralität ansprechen. Während nun, wenn die Kanne erst bis zur Horizontalen aufgekrümmt ist, bei Nepenthes compacta ein nicht ausgehöhltes Gewebestück hinter der Kanne horizontal liegt, wird dieses horizontal liegende Stück im Laufe der Weiterentwicklung ausgehöhlt. Und diese Verhältnisse variieren nun noch bei ein und derselben Pflanze und bei den einzelnen Varietäten und Arten. So ist z. B. bei Nepenthes mixta, wenn die Kanne entwickelt ist, nicht aber in den ersten Stadien der Aufkrümmung nicht nur das horizontale Stück, sondern auch der untere Teil der Ranke hohl. Da aber andererseits die typische Ranke nicht ausgehöhlt ist, so wird man das „Zwischenstück" weder als zur Ranke, noch also zur Kanne gehörig bezeichnen dürfen. Auch als horizontal kann man es im strengsten Sinne nicht bezeichnen, da ja Ranke und Kanne nicht durch ein zu beiden genau rechtwinkliges, sondern durch ein mehr oder weniger abgeplattet halbkreisförmiges Stück verbunden sind.

Die Bildung des Zwischenstückes kann nun auf vier Ursachen beruhen: I. auf Hyponastie, II. auf Geotropismus, III. auf dem Zusammenwirken von Hyponastie und Geotropismus, IV. auf dem Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus, V. auf dem Zusammenwirken von Geotropismus, Hyponastie und Epinastie und außerdem könnte das Verhalten in verschiedenen Entwicklungsstadien ein verschiedenes sein. Zur völligen Entscheidung über die Realisiertheit dieser Möglichkeiten

ist es nötig. eine etwa vorhandene Hyponastie oder Epinastie rein, d. h. ohne Verbindung mit geotropischer Reaktion zum Ausdruck zu bringen. Dies kann nach der von Kniep bei Lophospermum angewandten Methode geschehen. Doch habe ich diese Versuche noch nicht ausgeführt, da ich anfangs glaubte, mit dem de Vries'schen Flankenstellungsversuch analogen Versuchen (Versuch 3. 12, 21, 30, 39) zum Ziele zu kommen. Doch bin ich auf diese Weise zu keinen entscheidenden Resultaten gekommen, aus Gründen, auf die ich in dieser Arbeit nicht näher eingehe. Wie aber auch die nastischen Verhältnisse liegen mögen, soviel ist sicher, daß während der ganzen Aufkrümmung der Kanne und demgemäß bei der Bildung des Zwischenstückes Geotropismus wirkt, und zwar ausschlaggebend wirkt, so daß seiner Wirkung gegenüber möglicherweise vorhandene Nastien nicht ins Gewicht fallen. Dies beweisen folgende Versuche:

1. Ein Ascidium caulinum, zwischen -90^0 und 0^0 aufgekrümmt, etwa -15^0, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt. Die Ranke wird am Herabbiegen gehindert. Der Winkel zwischen Kanne und Ranke erweitert sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Aufkrümmungsort und dadurch biegt sich die Kanne in eine Lage bis etwa 25^0 über der Horizontalen (also zwischen 0^0 und $+90^0$) zurück.

2. Ein Ascidium caulinum, etwas über die Horizontale aufgekrümmt, wird vertikal mit der Mündung nach oben gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Kanne biegt sich in 2 Tagen um etwa 45^0 durch Erweiterung des Winkels zwischen Kanne und Ranke zurück (4.–6. Juli 1915).

3. Ein Ascidium caulinum, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+45^0$, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Innerhalb von 24 Stunden hat sich der Winkel zwischen Kanne und Ranke um 45^0 erweitert.

4. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+45^0$, wird vertikal gestellt, die Ranke am Niederbiegen verhindert. Nach 2 Tagen beträgt infolge stärkeren Wachstums der Oberseite der Krümmungsseite, der Winkel zwischen Kanne und Ranke etwa 90^0 (6.—8. Mai 1915).

5. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+35^0$, wird vertikal gestellt; Ranke bleibt beweglich. Nach 2 Tagen hat sich das Rankenende vertikal nach unten gebogen und der Winkel zwischen Kanne und Ranke auf 90^0 erweitert.

6. Ein Ascidium radicale, zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt, etwa $+65^0$ vertikal gestellt, Ranke nicht beweglich. Die Kanne biegt

sich zurück, ohne die ursprüngliche Lage zum Erdradius zu erreichen. Nun wird die Kanne wiederum vertikal gestellt, sie biegt sich abermals zurück: Kanne wieder vertikal u. s. f., bis die Kanne einen großen stumpfen Winkel mit der Ranke bildet und in diesem Stadium den Deckel öffnet.

In allen Versuchen tritt natürlich nach der Rückkrümmung wieder die normale Krümmung ein.

Ich habe hier nur einige aus einer großen Anzahl von Versuchen herausgegriffen, die unter ganz entsprechenden Bedingungen angestellt wurden und deren Anführung nichts Neues ergeben würde. Weitere Beispiele findet man auch in der Tabelle (Versuch 133, 136, 139, 160).

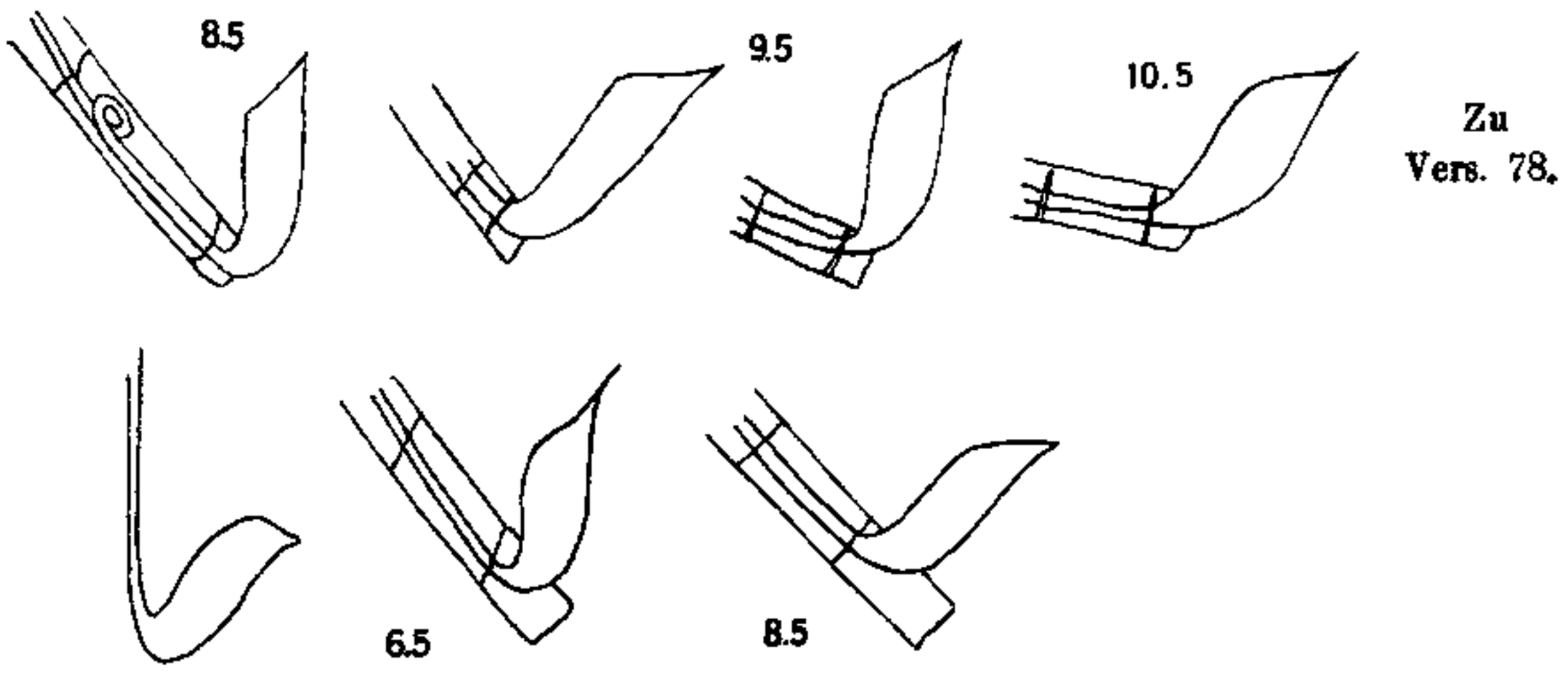
Allen diesen Versuchen ist gemeinsam, daß die Kanne aus der ihrem augenblicklichen Entwicklungsstadium entsprechenden Lage zum Erdradius hinausgenommen und in eine einem späteren Entwicklungsstadium entsprechende — höhere, in bezug auf die Gradeinteilung von -90^0 bis $+90^0$ — Lage zum Erdradius gebracht wird. Und zwar ist in den angeführten Versuchen die höchste Lage, die Vertikallage, gewählt, nicht deshalb, weil allein in ihr der typische Effekt dieser Verschiebung, die Rückkrümmung, eintritt, sondern, weil sie in ihr am besten eintritt, und weil bei den bereits ziemlich weit, über $+45^0$, aufgekrümmten Kannen, wenn man sie in eine tiefere Lage als die Vertikale, z. B. $+80^0$, bringt, die Rückkrümmung nicht deutlich zu erkennen ist, da in diesem Falle die Differenz der Lagen zu gering ist. Wird umgekehrt die Kanne in eine Lage gebracht, die tiefer ist als die, die sie in ihrer normalen Lage innehatte, so verkleinert sich durch stärkeres Wachstum der Unterseite der Aufkrümmungszone der Winkel zwischen Kanne und Ranke (Versuch 88).

Aus all diesen Versuchen folgt, daß der Aufkrümmungsprozeß geotropisch bedingt ist; denn in diesen Versuchen ändert sich ja nur die Lage zum Erdradius und die Reaktion, die ebenfalls in einer Änderung der Lage der Kanne zum Erdradius besteht, muß auf der Wirkung dieser Veränderung beruhen. Es folgt, daß die geotropische Reaktion eine etwa vorhandene Hyponastie überwinden kann; denn in den verschiedensten Stadien tritt eine der eventuellen hypnostatischen Krümmung entgegengesetzte Krümmung auf. Und es folgt, daß die Aufkrümmung der Kanne keine einfache negativ geotropische sein kann, etwa wie die eines invers gestellten negativ geotropischen Blütenstieles; denn sonst dürfte keine Rückkrümmung aus der Vertikalen stattfinden. Die angeführten Versuche reichen zur Begründung dieser Folgerungen vollkommen aus. Doch ist noch ein extensiveres Studium der Rückkrümmungsreaktion nötig. So habe ich bis jetzt noch keine Rück-

krümmung unter die Horizontale erreicht und keine Rückkrümmung von in die Vertikale gestellten Kannen, die gerade bis zur Horizontalen aufgekrümmt waren. Es wäre zwecklos hier auf die Deutung von Erscheinungen einzugehen, die experimentell noch nicht genügend sicher gestellt sind. Eine genaue Determinierung des Aufkrümmungsprozesses ist jedoch mit den erhaltenen Resultaten noch lange nicht gegeben. Da das Fehlen einer Epinastie nicht bewiesen ist, so könnte die Aufkrümmung eine einen entgegenwirkenden epinastischen Prozeß überwindende geotropische sein. Wenn aber auch im normalen Aufkrümmungsprozeß der Geotropismus eine möglicherweise vorhandene Epinastie überwindet, so braucht dies nicht ohne weiteres unter veränderten Verhältnissen der Fall zu sein. Wir wissen nicht — Fitting, Czapek und Kniep haben darauf hingewiesen — ob die geotropischen Empfindungen und Reaktionen in verschiedenen Lagen zum Erdradius nur quantitative oder auch qualitative Unterschiede aufweisen. Wir wissen ferner nichts über die eventuelle Verknüpfung von Geotropismus und Epinastie. Deshalb ist es von vornherein möglich, daß die Zurückkrümmung der Kanne darauf beruht, daß, wenn sie plötzlich in eine andere Lage zur Schwerkraft gebracht wird, die durch Zusammenwirken von Epinastie und Geotropismus zustandekommende Resultante sich ändert und daß durch diese Veränderung der Resultante die Rückkrümmung bedingt wird. Die prinzipielle Möglichkeit eines derartigen Verhaltens, die bereits Kniep erörtert hat, läßt sich nicht bestreiten. Indessen ist es höchst unwahrscheinlich, daß die Verhältnisse im vorliegenden Falle so liegen, zumal wenn man die außerordentlich beträchtliche Erweiterung, die der Winkel zwischen Kanne und Ranke erfahren kann, in Betracht zieht (s. Fig. 35 zu Versuch 78; vgl. Versuch 6, pag. 50). Viel wahrscheinlicher ist, daß auch ohne Vorhandensein einer Epinastie die Rückkrümmung der Kanne in den angeführten Versuchen eintreten würde. Solange diese Vorfrage aber nicht entschieden ist, muß auch unentschieden bleiben, ob bei Rückkrümmung bzw. Aufkrümmung der Kanne eigener Geotropismus des Zwischenstückes oder Reizleitung von Kanne und Ranke oder beides wirkt, und es muß unentschieden bleiben, ob Zwischenstück und Kanne während der Entwicklung eine bestimmte geotropische Ruhelage haben oder zeitweise oder andauernd Umstimmungen erfahren.

Ich gehe nun zu der Frage über, ob die Herabkrümmung der Ranke in den erwähnten Versuchen auf Reizleitung oder eigenem Geotropismus beruht. Zur Entscheidung dieser Frage dienen folgende Versuche, die in zahlreichen Fällen mit gleichem Ergebnis angestellt

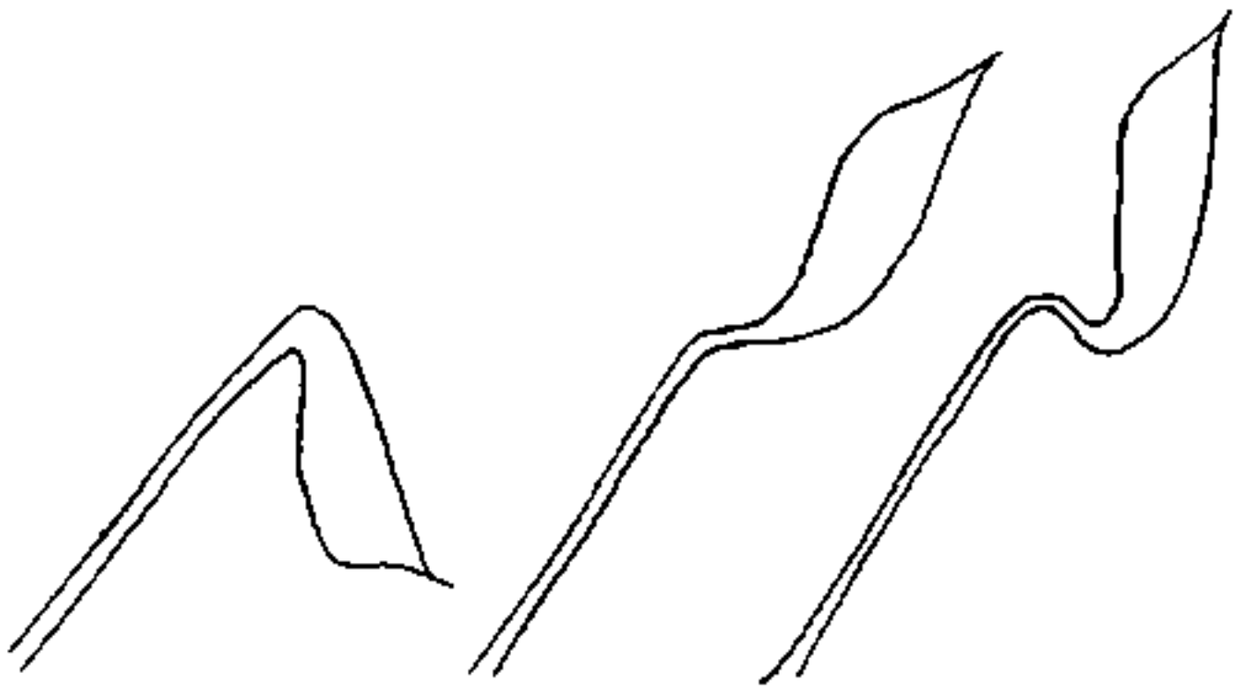
wurden. Zwischen Ranke und die in beliebigem Aufkrümmungsstadium befindliche Kanne ist eine passend zurechtgeschnittene etwa 2 mm dicke Korkplatte gelegt und mit Zwirn so befestigt, daß der Faden um Kork und Aufkrümmungszone verläuft. Bisweilen wurde auch außerdem der Kork dort, wo er an Kanne und Ranke stieß, mit Plastilin angeklebt. Besonders achtete ich darauf, daß die an die Ranke grenzende Korkseite niedrig war und demnach nur ein sehr kleines basales Rankenstück an der Krümmung verhindert wurde. Sucht sich nun die Kanne weiter aufzukrümmen, so wird sie durch den schwer komprimierbaren Kork daran verhindert. Da sie sich aber vollkommen normal weiter entwickeln kann und entwickelt, bleibt sie dadurch notwendigerweise in einer von der geotropischen Gleichgewichtslage entfernten Lage. Fände Reizleitung statt, so müßte sich die Ranke nach



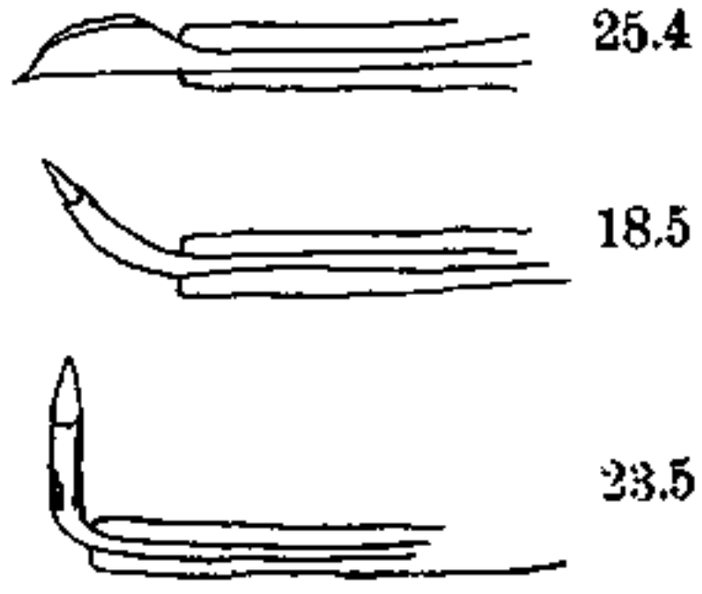
Zu Vers. 78.

Fig. 35. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

aufwärts biegen und dadurch die Kanne in die normale Stellung bringen. Dies geschieht indessen nicht. Wählt man die Korkplatte an der Kannenseite etwa so lang, wie die Kanne während der Entwicklung wird, so entwickelt und öffnet sich die Kanne in der Lage, die sie zu Beginn des Versuches einnahm. Wählt man sie hinreichend kürzer, so biegt sich die Kanne dort, wo sie die Korkplatte nicht mehr hindert, vertikal nach oben. Daß das Ausbleiben der Aufbiegung der Ranke nicht deshalb unterbleibt, weil die Ranke nicht imstande ist, die dazu erforderliche Arbeit für die Hebung der Kanne zu leisten, geht aus zahlreichen anderen Versuchen hervor (s. Fig. 34 zu Versuch 43, 61), in denen die Ranke mindestens ebenso beträchtliche Hebungsarbeit leistet. Also beruht die geotropische Herabkrümmung der Ranke, wenn Ranke und Kanne aus ihrer normalen Lage entfernt



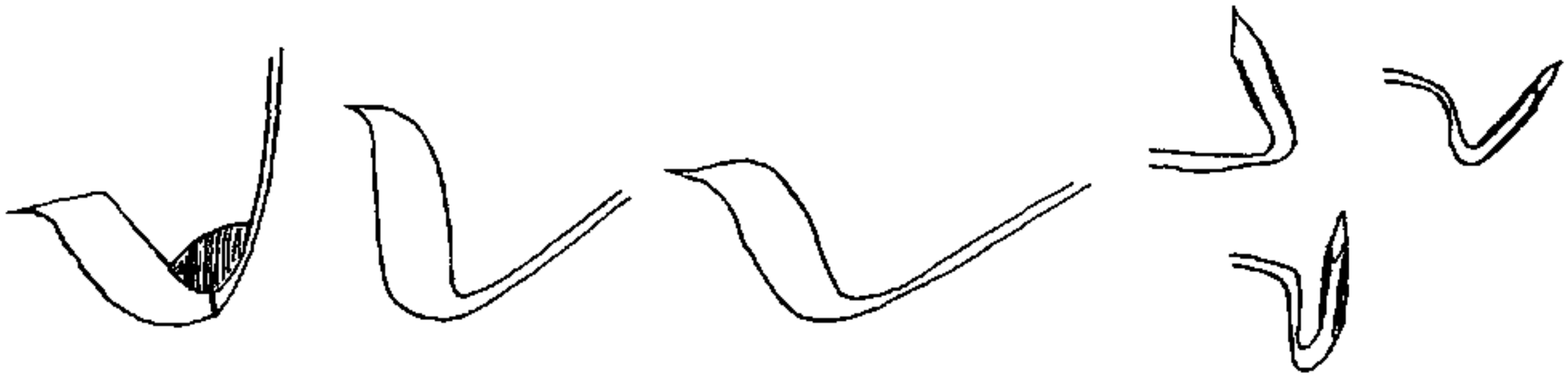
Zu Vers. 121.



Zu Vers. 6.

Zu Vers. 76.

Zu Vers. 76.

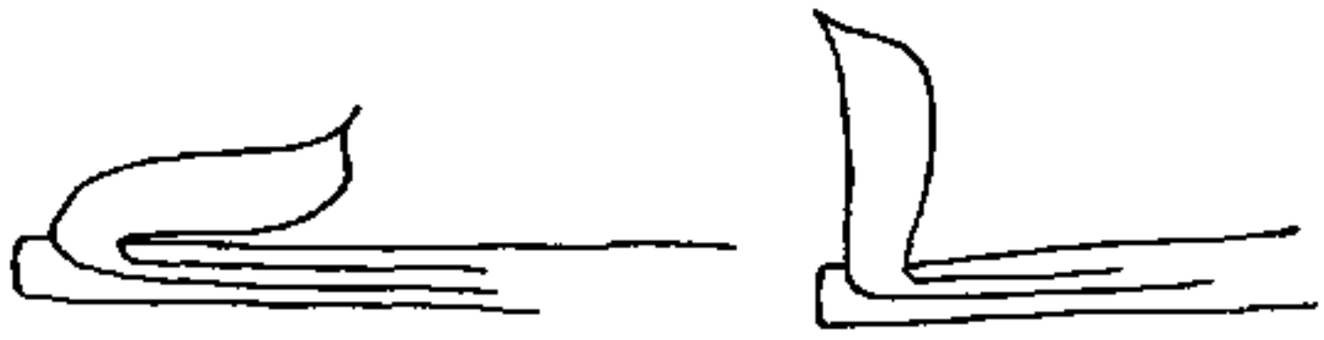


Zu Vers. 76.

Zu Vers. 73.

Zu Vers. 166.

Zu Vers. 16.



Zu Vers. 22.

Fig. 36. Schematische Figuren zu den geotropischen Versuchen.

werden, auf ihrer eigenen Geoperzeption. Wenn auch in den geschilderten Versuchen keinerlei Reizleitung wahrgenommen werden konnte, so scheinen mir doch einige andere Versuchsergebnisse dafür zu sprechen, daß in gewissen Fällen eine solche stattfinden kann, nämlich die, in denen Rankentorsionen eintreten, um die Kanne in ihre dorsiventrale Ruhelage zu überführen. Die Kanne ist nämlich physiologisch dorsiventral, also am Ende ihrer Entwicklung eines der nicht eben häufigen orthotropen physiologisch dorsiventralen Gebilde. Diese Dorsiventralität geht zweifellos aus einer Reihe von Versuchen hervor, z. B. Versuch 21: Ranke und Kanne parallel, Kanne auf eine Flanke gelegt, so daß die Alae horizontal, nur Kanne beweglich. Wäre die morphologisch dorsiventrale Kanne physiologisch radiär, so müßte sich die Kanne *einfach geotropisch aufbiegen*. Der Versuch zeigt, daß die Kanne sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite an der Kannenbasis um 90° dreht, so daß die Alae nach oben zu liegen kommen und sich gleichzeitig geotropisch aufkrümmt. Die Drehung ist je nach der Reaktionsfähigkeit der Kanne mehr oder weniger vollständig (vgl. Versuch 12, 30, 39). In analoger Weise tritt eine Drehung der Kanne stets auf, wenn die Kanne außer einer Abweichung von der geotropischen Ruhelage eine Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage aufweist, sofern die Abweichung eine die Reizschwelle überschreitende Erregung hervorruft. Befindet sich die Kanne in der labialen dorsiventralen Ruhelage, so beobachtet man in der Regel keine Torsion, so daß es scheinbar gleichgültig ist, ob die Kanne auf dem Rücken oder auf dem Bauch liegt (z. B. Versuch 18, 105, 141, s. Fig.). Die Aufkrümmungsreaktion wird jedoch meist stark verzögert, die Entwicklung geht aber weiter. Daher ist oft ein Stehenbleiben in der betreffenden Lage zu beobachten. Man vergleiche den eingangs der reizphysiologischen Betrachtungen zitierten Versuch von Solms. Eine nahezu aufgekrümmte Kanne wurde invers gestellt und entwickelte sich in dieser Lage „nicht ohne mancherlei Entwicklungsstörungen". Diese „mancherlei Entwicklungsstörungen" sind Deformationen und Torsionserscheinungen, die die noch wachsende Kanne infolge ihrer Dorsiventralität und infolge ihres Bestrebens, aus der labilen in die stabile Ruhelage überzugehen, erleidet. Tritt aber eine geotropische Aufkrümmung ein, so geschieht dies oft erst dann, wenn die Kanne in der betreffenden Anfangslage zu einem Stadium sich entwickelt hat, das im Laufe der normalen Entwicklung erst in einer der geotropischen Ruhelage viel näheren Lage sich findet. Im allgemeinen tritt die geotropische Reaktion schneller ein als die dorsiventrale Reaktion. Deshalb ist letztere auch oft nicht

zu bemerken, wenn z. B. die Kanne auf der Flanke schräg nach oben liegt. Denn die Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage variiert in unserem Falle nach zwei Richtungen, 1. je nach dem Winkel, um den die Medianebene der Kanne aus derjenigen Lage herausgedreht ist, in der die Alae oben liegen, also je nachdem, ob die Kanne mehr oder weniger auf Rücken oder Bauch liegt, 2. je nach dem Grade der Ablenkung von der normalen geotropischen Ruhelage, der Vertikalen. Dies beruht darauf, daß die Dorsiventralität sich in dieser Lage überhaupt nicht mehr bemerkbar macht, da es ja in ihr ein oben und unten von Alae- und Gegenseite nicht gibt. Je mehr sich also die Kanne dieser Lage nähert, um so geringer wird ihre Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage. Da nun infolge des schnelleren Einsetzens der geotropischen Reaktion die Kanne nach oben gebogen wird, so kommt sie in Lagen, in denen ihre Dorsiventralität immer unwirksamer wird, sie nähert sich also auch hier ohne Drehung ihrer dorsiventralen Ruhelage[1]). Zusammenfassend läßt sich sagen: Befindet sich die Kanne in einer von ihrer stabilen dorsiventralen Ruhelage abweichenden Lage und damit zugleich in einer von ihrer geotropischen Endruhelage — der Vertikalen — abweichenden Lage, so kann ein Drehungswinkel von $0° - 180°$ auftreten und eine Aufkrümmung um $0° - 180°$. Die Größe dieser beiden Winkel ist abhängig von der Größe der Erregungen, den absoluten Größen und dem Verhältnis der Reaktionsfähigkeiten und dem Winkel der Richtungen, in dem die beiden Erregungen das Wachstum zu beeinflussen suchen. Allgemein folgt, daß man scharf unterscheiden muß zwischen tropistischer und dorsiventraler Reaktion. Beide besitzen, um mit Noll zu reden, ein verschiedenes Reizfeld und sind demnach in Perzeption und Reaktion auseinander zu halten. Bei der Beurteilung eines orthotropen Organs als radiär- oder dorsiventralempfindlich ist größte Vorsicht geboten, da unter Umständen bei dorsiventralen Organen die orthotrope Ruhelage erreicht werden kann, bevor und ohne daß eine Dorsiventralreaktion eintritt.

Der Geotropismus und die Geodorsiventralität der Kanne machen

---

1) Bei obigen Betrachtungen wurde vorausgesetzt, daß sich tortistische und tropistische Schwerewirkung hinsichtlich ihrer Abhängigkeit von Reizmenge und Reizrichtung im wesentlichen übereinstimmend verhalten, eine Voraussetzung, für die meine qualitativen Resultate sprechen, deren Zulässigkeit aber eine exakte quantitative Prüfung erst erweisen müßte. Angedeutet sei auch, daß der Begriff der physiologischen Dorsiventralität bzw. Geodorsiventralität noch sehr wenig geklärt und zergliedert ist und hier im eingeengten Sinne von Polarität gebraucht wird.

das eigentümliche Verhalten der Ascidia radicalia, caulina und intermedia verständlich. Wie gesagt, handelt es sich darum, daß in einem Falle die Alae der Ranke zu-, im zweiten von der Ranke weggewendet sind, im dritten Falle die Kanne sich mit der Breitseite aufkrümmt, so daß die Alae seitlich neben der Ranke stehen. Im morphologischen Teile habe ich nun erwähnt, daß schon vor Einsetzen des Aufkrümmungsprozesses Ranke und Kanne nicht genau eine Gerade bilden. Die Kanne der Folia radicalia und caulina zeigt nämlich an ihrer Basis bereits eine kleine, wahrscheinlich nastische Aufkrümmung nach der Richtung hin, nach der die spätere Aufkrümmung erfolgt. Da also die Kanne nicht genau vertikal, sondern etwas schräg steht, kann man zwischen Ober- und Unterseite rücksichtlich der Lage der Alae unterscheiden, und zwar liegt die Alaeseite bei den Ascidia radicalia oben, bei den Ascidia caulina unten. Man könnte nun annehmen, daß nur diese Lage, die Verschiedenheit in der Stellung bei den Ascidia radicalia und caulina bedingt, also annehmen, daß diese Verschiedenheit nur davon abhängig sei, welche Seite der bei der Aufkrümmung wirksame Geotropismus gerade als untere vorfindet. Doch zeigen schon die Ascidia intermedia, die vor der Aufkrümmung ebenso wie die Ascidia caulina und nicht seitlich aufgebogen sind, daß dem nicht so sein kann. Die Verschiedenheit der Aufkrümmung beruht vielmehr auf einer Veränderung der dorsiventralen Stimmung im Laufe der Entwicklung der Pflanze, die ja zunächst Ascidia radicalia, dann intermedia, schließlich caulina bildet. Bei den Ascidia caulina ist die Stimmung im wahrsten Sinne des Wortes umgeschlagen. Was bei den Ascidia radicalia während der Aufkrümmung unten lag, liegt bei ihnen oben, was oben lag, die Alaeseite, liegt bei ihnen unten. Ist hier die Stimmung sozusagen um 180° gewandert, so hat sie dies bei den Ascidia intermedia nur um 90° getan. Doch zeigen zahlreiche Zwischenformen zwischen diesen drei Typen, daß die Umstimmung sehr allmählich vor sich gehen kann. Allem Anschein nach handelt es sich bei der geschilderten Umstimmung um das dynamische Gleichgewicht zweier in verschieden starkem Maße sich geltend machender entgegengesetzter Erregungen. Daß es sich wirklich um Umstimmung der Dorsiventralität handelt, beweisen folgende Versuche:

Versuche mit Ascidia caulina.

1. Ranke und Kanne parallel. Kanne auf Flanke gelegt. Kanne biegt sich durch stärkeres Wachstum der Oberseite am Kannengrunde oder durch Torsion so, daß Alae nach unten sehen und biegt sich negativ geotropisch nach oben. Die erste Biegung ist mehr oder

weniger vollständig, auch verlaufen die Biegungen in der Regel nicht getrennt, sondern führen zu torsionsartigen Krümmungen. Dieser Versuch zeigt: a) daß die Kanne geodorsiventral ist; denn die Umlegung der Kanne um 90° wird angestrebt, gleichviel auf welche Flanke die Kanne gelegt worden ist, b) daß die Kanne derart dorsiventral ist. daß die Alaeseite nach unten zu liegen zu kommen bestrebt ist. Daß die Verhältnisse auch während der Aufkrümmung so liegen, ergibt sich aus folgenden Versuchen.

2. Kanne zwischen —90° und 0° aufgekrümmt, schräg nach unten oder horizontal auf Breitseite gelegt. Unter Torsion oder Biegung um 90°, so daß Alae nach unten zu liegen kommen, biegt sich die Kanne vertikal nach oben.

3. Eine Kanne, die noch in einer Geraden mit der Ranke liegt. wird horizontal, Alaeseite oben, gelegt. Die Kanne tordiert sich innerhalb der Horizontalen um 90° und biegt sich vertikal nach oben, so daß sie die Stellung eines Ascidium intermedium hat. Man wird hieraus nicht schließen dürfen, daß eine Umstimmung stattgefunden hat, so daß die Kanne die Dorsiventralität eines Ascidium intermedium besitzt. Vielmehr wird man besonders auf Grund der Beobachtungen über die wechselnde Größe des Torsionswinkels und der bezüglichen Erörterungen bei den Ascidia radicalia viel eher annehmen dürfen, daß der negative Geotropismus sich so stark geltend machte, daß die Kanne bereits, bevor eine merkliche Weitertordierung stattfinden konnte, durch Lagen einer immer geringeren Abweichung von der dorsiventralen Ruhelage in die endliche Ruhelage geführt wurde. In analoger Weise ist es wohl zu deuten, wenn auch in irgendwelchen anderen Fällen Torsionen dort ausbleiben, wo sie zu erwarten wären.

Alle für die Ascidia radicalia und caulina geschilderten Versuche führen zu ganz entsprechenden Resultaten bei den Ascidia intermedia, jedenfalls, soweit meine bisherigen Versuche mit dieser nicht allzu häufigen Kannenform zeigen. Ich verzichte deshalb darauf, hier noch einmal spezielle Beispiele zu geben. Aus allen meinen Versuchen geht mit Sicherheit hervor, daß die Dorsiventralreaktion der Kanne ein etwa vorhandenes nastisches Bestreben zu überwinden vermag, und daß demgemäß der veränderte Aufkrümmungstyp der Ascidia intermedia und caulina auf einer Umstimmung der Geodorsiventralität beruht.

Aber die durch diesen Stimmungswechsel hervorgerufene veränderte Aufkrümmungsweise reicht noch nicht zur völligen Erklärung des beobachteten Unterschiedes der Kannenformen aus. Da ja die Alae

der Blattoberseite entsprechen, so müßten die Kannen der Folia caulina ceteris paribus zwischen Sproßachse und Ranke zu stehen kommen. Dies ist aber bei Nepenthes compacta nicht der Fall, sondern bereits, bevor die Ranke nach unten gebogen ist, beginnt sie eine Torsion um 180°, durch die offenbar erreicht wird, daß auch die Ascidia caulina nach außen von der Ranke aus gesehen stehen. Da die Torsion weit oben an der Ranke sichtbar ist, wo diese wohl unzweifelhaft physiologisch radiär ist und die Torsion offenbar durch die Dorsiventralität von Zwischenstück bzw. Kanne hervorgerufen wird, so dürfte hier vielleicht Reizleitung vorliegen. Daß die Rankentorsion durch Dorsiventralitätsverhältnisse bedingt ist, zeigen deutlich Versuche mit invers gestellten Pflanzen. Da in diesem Falle die Ascidia radicalia aus ihrer normalen Dorsiventrallage um 180° abgelenkt werden, so tordieren sich ihre sonst untordierten Ranken um 180°, außer, wenn der geotropische Reiz so überwiegt, daß eine einfache Herabkrümmung der Ranke erfolgt, wodurch die Kanne in die Vertikallage kommt, in der die Dorsiventralität in unserem Falle keine Torsion auslösen kann, und sich nun aufkrümmt.

Übrigens geht aus den Versuchen, in denen letztere Reaktion eintrat, hervor, daß die Kanne kein Mittel besitzt, sich nach außen von der Sproßachse wegzubiegen, daß also keine Exotropie im Sinne Noll's vorliegt. Das beweist auch folgender Versuch: Mehrere junge Ranken mit bereits in Aufkrümmung stehenden Kannen wurden um 180° tordiert, so daß die Kanne nach dem Stamm zu zeigte, und in dieser Lage befestigt, und zwar an einem Punkte, der so hoch an der Ranke lag, daß ihr unterer Teil sich leicht hätte zurücktordieren können. Dies trat indessen nicht ein. Daß also die Kanne der Ascidia caulina nach außen sieht, beruht nicht auf Exotropie, sondern auf Dorsiventralität. Fragt man nach der biologischen Bedeutung dieser Erscheinung, so wird man, wenn man ihr überhaupt eine beimessen will, sie darin erblicken, daß besonders für die oberen Kannen eine Stellung nach außen von Vorteil sein wird, da dadurch den heranfliegenden Insekten der Weg nicht von Ranke und Deckel versperrt wird.

So liegen die Verhältnisse bei Nepenthes compacta, doch zeigen andere Arten ein durchaus abweichendes Verhalten. Zunächst zeigen überhaupt nicht alle Arten einen Wechsel in der Stellung der Kanne zur Ranke, jedenfalls, soweit meine bisherigen Beobachtungen und Literaturstudien ergeben, so z. B. Nepenthes ampullaria und Nepenthes Veitchi. Andererseits kommt durch Variationen der Stellung der Medianebene der Kanne zu der des Blattes, der Stellung der Kanne zu Achse

und Ranke und der Stellung der Alae zur Ranke und durch Kombination dieser Variationen eine außerordentliche Mannigfaltigkeit differenter Verhältnisse bei einer Art sowie bei den verschiedenen Arten zustande. Eine kleine Übersicht mag dies erläutern.

I. Die Medianebenen von Kanne und Spreite fallen zusammen.

1. Die Kanne steht zwischen Achse und Ranke	2. Die Kanne steht nach außen	3. Die Kanne steht seitlich von der Ranke
a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z. B. bei Nepenthes Dicksoniana	a) Die Alae sind der Ranke zugewandt, z B. Ascidia radicalia von Nepenthes compacta	a) Die Kanne ist rechts seitlich aufgekrümmt (von der Achse aus gesehen), z. B. bei Nepenthes maculata
b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. bei Nepenthes mixta und Nepenthes ventricosa	b) Die Alae sind der Ranke abgewandt, z. B. Ascidia caulina von Nepenthes compacta, z. B. bei Nepenthes mixta, ventricosa	b) Die Kanne ist links seitlich aufgekrümmt, z. B. bei Nepenthes maculata, bei den Ascidia intermedia von Nepenthes compacta

II. Die Medianebenen von Kanne und Spreite bilden einen Winkel miteinander.

Hier müßte für jeden Winkel, den die Medianebenen miteinander bilden, das obige Schema wiederholt werden, doch liegen hierfür nicht genügend Beobachtungen und wohl auch Vorkommnisse vor.

Diese außerordentliche Mannigfaltigkeit wirkt nach dem bis jetzt über die Reizbarkeit von Nepenthes compacta Gesagten sehr befremdend. Es ist darnach nicht recht verständlich, wie es möglich ist, daß z. B. bei Nepenthes Dicksoniana die Alae der Ranke zugekehrt sind und doch die Kanne zwischen Achse und Ranke steht; denn einmal hat ja hier eine Rankentorsion um 180° stattgefunden, wovon man sich an jeder Ranke überzeugen kann, ein Zeichen dafür, daß die Kanne bestrebt ist, die Alae auf die Unterseite zu bringen, andererseits ist die Aufkrümmung der Kanne so erfolgt, daß die Alae während der Aufkrümmung oben lagen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß hier eine Umstimmung der Dorsiventralität bei ein und derselben Kanne im Laufe der Entwicklung vorliegt, derart, daß zunächst die Rankentorsion eintrat, weil die normale Dorsiventrallage der jungen Kanne um 180° von der abwich, in der sie angelegt wurde, in der ja die Alaeseite oben lag, daß sich aber dann, als die Aufkrümmung begann, die dorsiventrale Ruhelage wieder um 180° verschoben hatte, so daß nunmehr die Alaeseite nach oben und dadurch die Kanne zwischen Sproßachse und Ranke gelangte. Doch habe ich Nepenthes Dicksonania

nur in einem Exemplar im Winter im Dahlemer Botanischen Garten zu beobachten Gelegenheit gehabt, also nicht die Entwicklung der Kanne beobachten und Experimente anstellen können. Deshalb ist es auch leicht möglich, daß hier die Torsion der Ranke irgendwelche anderen autogenen oder aitiogenen Ursachen hat.

Der unter 1 b angeführte Fall: „Kanne zwischen Achse und Ranke, Alae von der Ranke abgewandt" beruht darauf, daß hier keine Rankentorsion um 180° stattgefunden hat wie bei den Ascidia caulina von Nepenthes compacta. — Ob dies darauf zurückzuführen ist, daß die junge Ranke die Vertikale erreicht, bevor eine Torsion infolge von Dorsiventralität der Kanne eintreten kann, ob in diesen Fällen irgendwelche Glieder der Reizkette des Dorsiventralreizes ausgeschaltet sind, ob und welche anderen Gründe in Frage kommen, habe ich bei meinen zunächst hauptsächlich auf möglichste Klarstellung der Verhältnisse bei Nepenthes compacta gerichteten Untersuchungen bisher ebensowenig feststellen können, wie die Ursachen, die außer der Dorsiventralität der Kanne, die Stellung der Medianebene der Kanne zu der der Spreite bedingen. Daß solche Ursachen vorhanden sein müssen, geht aus den außerordentlich häufigen Abweichungen von der zu erwartenden Stellung mit Sicherheit hervor. Wahrscheinlich spielen hierbei durch Wachstum fixierte Ungleichgewichtslagen eine große Rolle.

Ich will noch einige Beispiele für die oben erwähnte Mannigfaltigkeit der Reaktionsmöglichkeit bei ein und derselben Versuchsanordnung geben: Versuch 61, s. Fig. 34. Kanne und Ranke parallel, invers gestellt. Kanne und Ranke haben Reaktionsfreiheit. Entweder biegt sich die Ranke am Ende vertikal nach unten, so daß die Kanne wieder normal steht, oder die Kanne sucht sich nach oben zu biegen unter Erweiterung ihres Winkels mit der Ranke. Im zweiten Falle hatte offenbar die Ranke bereits die Krümmungsfähigkeit verloren, die Kanne und Kannenbasis aber noch nicht, wie diese ja stets länger reaktionsfähig bleiben. In einem Versuche, der sich vom vorigen nur dadurch unterschied, daß die Kanne noch nicht ganz aufgekrümmt war, trat eine Zwischenreaktion auf, indem die Ranke sich am Ende bis in die Horizontale bog, die Kanne die Aufrechtstellung in die normale Lage durch Krümmung in sich selbst infolge stärkeren Wachstums der Unterseite vollendete (Versuch 73, s. Fig. 34). Wieder andere Resultate zeigen ganz analoge Versuche, s. z. B. Versuch 121, s. Fig. 36. Ranke und Kanne bilden einen Winkel zwischen 0° und + 90°, invers gestellt. Entweder biegt sich die Ranke nach unten und führt dadurch die Kanne in die normale Lage oder durch eine Torsion in der Ranke.

nicht weit von der Kannenbasis wird die Kanne in ihre alte Lage geführt. Das mehr oder weniger horizontale, an die Kanne sich anschließende Rankenstück biegt sich nun allmählich vertikal nach unten, indem die Kanne sich gleichzeitig der Ranke parallel stellt. Ebenso liegen die Verhältnisse in Versuch 43, s. Fig. 34. Ranke und Kanne zwischen 0^0 und $+90^0$ aufgekrümmt; so gelegt, daß Alae horizontal nach unten. Durch Torsion der Ranke gelangt die Kanne in normale Stellung. Nun wächst das an die Kanne grenzende Stück der Ranke zunächst in horizontaler Richtung weiter, bis es etwa 2 cm lang ist, und biegt sich dann positiv geotropisch nach unten, wodurch die Kanne zunächst aus ihrer Gleichgewichtslage entfernt wird, die sie erst durch weitere Aufkrümmung wieder erlangt. Es kann aber auch in diesem Falle lediglich durch Niederbiegen der Ranke die normale Lage erreicht werden. Die Ebene der Herabkrümmung der Ranke variiert ebenfalls. Fast stets erfolgt die Herabkrümmung in der Ebene von Kanne und Ranke, hin und wieder aber auch seitlich, also senkrecht zur normalen Medianebene von Kanne und Ranke. Wenn eine Torsion eintritt, so beruht dies offenbar darauf, daß sich zunächst der Reiz der Ablenkung aus der dorsiventralen Gleichgewichtslage geltend macht, dann erst der positive Geotropismus der Ranke. Die Versuche, die ich hier in groben Zügen geschildert habe, erfordern zur völligen Klärung eine sehr eingehende Analyse mit genauer Beobachtung der Wachstumsverhältnisse des Mittelstückes und angrenzenden Rankenstückes; bis jetzt habe ich eine solche noch nicht durchgeführt.

Schließlich sollen noch einige abweichende, nicht in den Rahmen meiner sonstigen Versuchsergebnisse passende Reaktionen beschrieben werden: Versuch 76, s. Fig. 36. Eine zwischen 0^0 und 90^0 aufgekrümmte Kanne wird vertikal gestellt. Sie entwickelt sich trotz völliger Reaktionsfreiheit und Wachstumsfähigkeit von Kanne und Ranke in dieser Lage weiter. Versuch 73, s. Fig. 36. Ein Ascidium intermedium zwischen 0^0 und $\dashv 90^0$ aufgekrümmt, wird invers gestellt. Die Kanne biegt sich parallel zur Ranke und entwickelt sich in dieser Lage.

Ich begnüge mich mit der Anführung dieser zwei Beispiele und weise darauf hin, daß naturgemäß bei einem so empfindlichen, so komplizierten und außerdem in unseren Gewächshäusern unter nicht völlig normalen Lebensbedingungen gedeihenden Objekte wie Nepenthes, das nicht seltene Vorkommen derartiger vom Typischen abweichender Fälle selbstverständlich ist. Es geht aber daraus hervor, daß man, um zu einer klaren Einsicht der vorhandenen physiologischen Gesetzmäßigkeiten zu gelangen, sich nicht auf die Ergebnisse weniger Versuche

stützen darf, sondern nur auf die Ergebnisse von möglichst extensiv nach allen Richtungen hin in großer Zahl durchgeführter Versuche. Obwohl ich viele hunderte von Versuchen angestellt habe, ist das Bild, das ich vom reizphysiologischen Verhalten des Nepenthaceen-Blattes geben konnte, noch sehr unvollständig. Ich habe an zahlreichen Stellen die Lücken angedeutet, doch hat mich der Ausbruch des Krieges daran verhindert, meine an einzelnen Punkten bereits weitergeführten Untersuchungen zum völligen Abschluß zu bringen.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Die Entwicklungsgeschichte der Primär- und Folgeblätter wird untersucht, und die wichtigsten Ansichten über die morphologische Bedeutung des Nepenthaceen-Blattes werden erörtert. Die Auffassungen von Hooker und Bower werden als unbegründet, die von Macfarlane als den Prinzipien der entwicklungsgeschichtlichen Morphologie widersprechend zurückgewiesen. Die tatsächlichen Befunde sind vereinbar mit zwei Ansichten:

a) Die Kanne entspricht dem Oberblatt, die Ranke dem Blattstiel, die Spreite dem Blattgrund (Goebel).

b) Kanne, Ranke, Spreite sind Teile einer Lamina (Wunschmann).

2. Die Primärkannen von Nepenthes ampullaria besitzen eine Gleitzone, die Folgekannen nicht. Daraus geht hervor, daß die Gleitzone eine primäre Bildung ist.

3. Der nach außen und innen geschlagene Rand der Folgekannen hat sich aus einem einfachen nach innen geschlagenen Rand entwickelt, wie ihn die Primärkannen von Nepenthes ampullaria zeigen.

4. Die Nepenthaceen-Drüsen folgen zwei entwicklungsgeschichtlich und funktionell verschiedenen Typen:

a) Hydathoden, b) Nektar- und Verdauungsdrüsen. Die Insektivorie hat sich bei Nepenthes und Sarracenia aus der Anlockung von Insekten zu Betäubungszwecken entwickelt.

5. Die Randdrüsen sind anatomisch den Verdauungsdrüsen im wesentlichen gleich gebaut. Entwicklungsgeschichtlich sind aber die Verdauungsdrüsen epidermale, die Randdrüsen bis auf eine Außenschicht subepidermale Gebilde.

6. Die Verdauungsdrüsen einer Kanne zeigen bei vielen Arten Dimorphismus hinsichtlich Größe, Zahl und Überwallung ihrer Zellen. Bei Nepenthes ampullaria sind die Drüsen der Primärkannen ohne Überwallung, die der Folgekannen stark überwallt.

7. Nepenthaceen, Sarraceniaceen, Droseraceen bilden eine natürliche Reihe. Als neue Verwandtschaftspunkte zwischen Droseraceen und Nepenthaceen sind hervorzuheben: Pollentetraden, Reduktion der Primärwurzel, Bewurzelung durch Adventivwurzeln. Bildung drüsentragender Tentakel gleicher Entstehung.

8. Aus Stecklingen kann man Rückschlagsformen erzielen. Teils kennzeichnen sie sich als solche nur durch Reduktion der Ranke, teils sitzt bei ihnen wie bei den Primärblättern die Kanne auf der Unterseite der Spreite.

9. Versuche über Wasserausscheidung zeigen, daß Nepenthes funktionstüchtige Hydathoden besitzt. Die Transpiration ist nach vergleichenden Messungen normal, die Assimilation nicht beträchtlich. Irgendwelche Schlüsse über die Ökologie der Insektivorie lassen sich hieraus nicht ziehen.

10. Ranke und Kanne bilden zunächst annähernd einen gestreckten Winkel, dann biegt sich die Kanne an ihrer Basis aufwärts, bis sie der Ranke parallel steht. Die Ranke ist positiv geotropisch, die Aufkrümmung der Kanne ist geotropisch bedingt, aber keine einfach negativ geotropische.

11. Die Kannen von Nepenthes compacta sind geodorsiventral, im Laufe der Entwicklung der Pflanze findet eine wiederholte Umstimmung der dorsiventralen Ruhelage statt.

Erklärung zu den Tabellen.

R = Ranke | ↓ = biegt sich nach unten
K = Kanne | ↑ = biegt sich nach oben
mit Torsion = Torsionswinkel von 0°—180°.

Kanne horizontal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden Gerade			
alae horizontal	1) R ↓	2) R ↓	3) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	4) R ↓	5) R ↓	6) K ↑
alae vertikal nach unten	7) R ↓	8) R ↓	9) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	10) R ↓	11) R ↓	12) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	13) Normale Lage	14) Keine Reaktion	15) K ↑
alae vertikal nach unten	16) R ↓	17) R ↓	18) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizontal	19) R ↓	20) R ↓	21) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	22) R ↓	23) R ↓	24) K ↑
alae vertikal nach unten	25) R ↓	26) R ↓	27) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen - 90° und 0°			
alae horizontal	28) R ↓	29) R ↓	30) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	31) R ↓	32) R ↓	33) K ↑
alae vertikal nach unten	34) R ↓	35) R ↓	36) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +°90			
alae horizontal	37) R ↓	38) R ↓	39) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	40) R ↓	41) R ↓	42) K ↑
alae vertikal nach unten	43) R ↓ R-Torsion	44) R ↓	45) K ↑

Kanne vertikal.

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden eine Gerade			
Lage −90°	46) Normale Lage	47) Keine Reaktion	48) K ↑
Lage +90°	49) R ↓	50) R ↓	51) K entwickelt sich in Lage +90°
K und R bilden ∢ 90°			
Lage −90°	55) R ↓, K biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	56) R ↓	57) K versucht sich aufzubiegen
Lage +90°	58) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	59) R ↓	60) K entwickelt sich in Lage +90°
K und R sind parallel			
Lage −90°	61) R ↓	62) R ↓	63) K sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	64) Normale Lage	65) Keine Reaktion	66) Keine Reaktion
K und R bilden ∢ zwischen −90° und 0°			
Lage −90°	67) R ↓	68) R ↓	69) K. sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	70) R ↓	71) R ↓	72) K entwickelt sich in Lage + 90°
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +90°			
Lage −90°	73) R ↓	74) R ↓	75) K sucht sich aufzubiegen
Lage +90°	76) R ↓	77) R ↓	78) K. biegt sich zurück, dann auf

Kanne schräg nach oben.
(∢ zwischen 0° und + 90°.)

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden eine Gerade			
alae horizontal	124) R ↓	125) R ↓	126) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	127) R ↓	128) R ↓	129) K ↑
alae vertikal nach unten	130) R ↓	131) R ↓	132) K ↑
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	133) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	134) R ↓	135) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	136) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	137) R ↓	138) K biegt sich zurück, dann ↑
alae vertikal nach unten	139) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	140) R ↓	141) K ↑
K und R sind parallel			
alae horizontal	142) R ↓	143) R ↓	144) K ↑
alae vertikal nach oben	145) R ↓	146) R ↓	147) K ↑
alae vertikal nach unten	148) R ↓	149) R ↓	150) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen - 90° und 0°			
alae horizontal	151) R ↓	152) R ↓	153) K ↑
alae vertikal nach oben	154) R ↓	155) R ↓	156) K ↑
alae vertikal nach unten	157) R ↓	158) R ↓	159) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und + 90°			
alae horizontal	160) R ↓, K erweitert zunächst Winkel mit Ranke	161) R ↓	162) K ↑
alae vertikal nach oben	163) Normale Stellung	164) Keine Reaktion	165) K ↑
alae vertikal nach unten	166) R ↓	167) R ↓	168) K ↑

Kanne schräg nach unten.
(∢ zwischen −90° und 0°.)

	R und K beweglich	R beweglich	K beweglich
K und R bilden Gerade			
alae horizontal	79) R ↓	80) R ↓	81) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	82) R ↓	83) R ↓	84) K ↑
alae vertikal nach unten	85) R ↓	86) R ↓	87) K sucht sich aufzubiegen
K und R bilden ∢ 90°			
alae horizontal	88) R ↓ biegt sich gleichzeitig der Ranke zu	89) R ↓	90) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	91) R ↓	92) R ↓	93) K ↑
alae vertikal nach unten	94) R ↓	95) R ↓	96) K sucht sich aufzubiegen
K und R sind parallel			
alae horizontal	97) R ↓	98) R ↓	99) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	100) R ↓	101) R ↓	102) K ↑
alae vertikal nach unten	103) R ↓	104) R ↓	105) K ↑
K und R bilden ∢ zwischen −90° und 0°			
alae horizontal	106) R ↓	107) R ↓	108) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	109) K ↑	110) Keine Reaktion	111) K ↑
alae vertikal nach unten	112) R ↓	113) R ↓	114) K sucht sich aufzukrümmen
K und R bilden ∢ zwischen 0° und +90°			
alae horizontal	115) R ↓	116) R ↓	117) K ↑ mit Torsion
alae vertikal nach oben	118) R ↓	119) R ↓	120) K ↑
alae vertikal nach unten	121) R ↓, oft R-Torsion	122) R ↓, oft R-Torsion	123) K sucht sich aufzubiegen

Benutzte Literatur.

Baillon, H. M., Sur quelques points de l'organisation des Nepenthes. Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Paris, 1886.

Ders., Histoire des plantes, Vol. IX.

Bobiscut, O., Über den Funktionswechsel der Spaltöffnungen in der Gleitzone der Nepentheskannen. Sitz.-Ber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Nat.-Kl., Bd. CXIX, 1. Abt., 1910.

Bower, F. O., On the comparative Morphology of the leaf. Phil. Trans. of the Roy. Soc. 1889.

Ders., On the pitcher of Nep.. a study in the Morphology of the leaf. Annals of Botany 1889/90, Vol. III.

Clautriau, G., La digestion dans les urnes de Nepenthes. Mém. de l'Acad. Roy. Belg. 1900.

Czapek, Fr., Über die Wirkung verschiedener Neigungslagen auf den Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLIII.

Darwin, Ch., Die insektenfressenden Pflanzen. Stuttgart 1876.

Dickson. On the structure of the pitcher in the seedling of Nep., as compared with that in the adult plant. Proc. of the Roy. Soc. Edinbourgh 1883.

Diels, L., Droseraceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler.

Fenner, C. A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Entwicklungsgeschichte und Biologie der Laubblätter und Drüsen einiger Insektivoren. Flora 1904, Bd. XCIII.

Fitting, H., Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XLI.

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg 1891/95.

Haberlandt, G., Über wassersezernierende und absorbierende Organe, II. Abh. Sitz.-Ber. d. Wien. Akad. d. Wiss. 1895, Bd. CIV.

Ders., Die Sinnesorgane im Pflanzenreiche zur Perzeption mechanischer Reize. Leipzig 1901.

Ders., Physiologische Pflanzenanatomie, 4. Aufl., 1909.

Ders., Eine botanische Tropenreise, 2. Aufl., 1910.

Heide, F., Observations on the corrugated rim of Nep. Bot. Tidsskr. 1910, Bd. XXX.

Heinricher, E., Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums Innsbruck 1902.

Ders., Nachtrag zur Abhandlung: Zur Kenntnis von Drosera. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck 1903.

Ders., Zur Biologie von Nep., speziell der javanischen Nep. melamphora. Ann. du Jard. Buitenzorg 1906, Bd. XX.

Holle, H., Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora 1915, N. F., Bd. VIII.

Hooker, J. D., On the origin and development of the pitcher of Nep. Trans. of the Linn. Soc. 1859, Vol. XXII.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1913, 3. Aufl.

Kaufholz, Beiträge zur Morphologie der Keimpflanzen. Rostock 1888. Dissertation.

Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVIII.

Kny u. Zimmermann, Die Bedeutung der Spiralzellen von Nep. Ber. d. D. bot. Ges. 1885, Bd. III.

Korthals, Over het Geslacht Nepenthes. Verhandelingen over de Naturlijke Geschiedenis der nederlandschen overzeesche bezittingen. Botanie. Leiden 1839—42.

Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte 1911, Bd. III, 1.

Macfarlane, Observations on Pitchered Insektivorous. Ann. of Bot. 1889, 1893, Vol. III u. VII.

Ders., Nepenthaceae in „Das Pflanzenreich". Herausgeg. von A. Engler, IV, 3, 1908.

Massart, Un botaniste en Malaisie. Bull. de la Soc. roy. de bot. de Belg., Vol. XXXIV.

Noll, F., Über die normale Stellung zygomorpher Blüten. Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg 1885, I, II.

Ders., Über heterogene Induktion. Leipzig 1892.

Oudemans, De bekerplanten 1863.

Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie 1896—1904.

Ders., Über fleischfressende Pflanzen. Landwirtsch. Jahrb. 1877, Bd. VI.

Renner, O., Die Wasserversorgung der Pflanzen. Handw. d. Naturwissensch. 1913. Bd. X.

Schmidt, G., Beiträge zur Ökologie der insektivoren Pflanzen. Flora 1912, Bd. CIV.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotyledonen, 1899.

Solms, H., Graf, Referat über Heinricher, Zur Biologie von Nep. Bot. Zeit. 1907.

Stahl, E., Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV.

Veitch, H. J., Nepenthes. Journ. of the Roy. Horticult. Soc. 1897.

Vines, The proteolytic Enzyme of Nep. Ann. of Bot. 1897/98, 1901, Vol. XI, XII, XV.

Völcker, On the chemical composition of the fluid in the ascidia of Nep. Ann. and mag. of nat. hist. 1848, Vol. IV.

De Vries, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral symmetrischer Pflanzenteile. Arb. d. bot. Inst. Würzburg 1872, Bd. I.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik 1901.

Wunschmann, E., Über die Gattung Nepenthes. Dissertation. Berlin 1872.

Ders., Nepenthaceae in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfam. 1891, Bd. III. Abt. 2.

Zacharias, O., Anatomie des Stames von Nepenthes. Dissertation 1877.

Die Literatur konnte nur bis Juli 1914 benutzt werden.

Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten.

Von **Erich Kraft.**

(Mit 155 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

In der Familie der Caryophyllaceen finden sich einerseits Formen, die ein aus fünf Kreisen bestehendes Blütendiagramm besitzen. Als Beispiele seien die Gattungen Stellaria, Alsine, Arenaria genannt. Bei solchen lautet die Blütenformel allgemein $K_5C_5A_{5+5}G_{3-5}$. Anderseits finden sich Gattungen mit vergleichsweise ärmerem Diagramm, z. B. Scleranthus, wo nur der Kelchblattkreis, zwei Staubblattkreise und der Fruchtblattkreis vorhanden sind, einer Formel $K_5C_0A_{2+5}G_2$ entsprechend, oder gar Pollichia, mit nur fünf Kelchblättern, fünf rudimentären Kronblättern, einem einzigen Staubblatt und zwei Fruchtblättern. Ja es gibt sogar Blüten, die in ihrer fertigen Ausgestaltung nur drei Kreise aufweisen, wie z. B. Anychia. Angesichts dieser beträchtlichen Unterschiede in der Blütenstruktur erhebt sich die Frage, ob die Formen mit einfachem Diagramm als die primitiven, d. h. phylogenetisch älteren anzusehen sind, von denen aus sich die reich ausgestatteten unter stufenweiser Vervollständigung des Diagramms entwickelten, oder ob die fünfkreisigen, d. h. reichsten Formen an den Anfang zu stellen sind, von denen sich die einfacheren unter Reduktionen herleiten. Beide Anschauungen werden, wie unten näher zu erörtern sein wird, in der Literatur vertreten.

Das Verhalten der jetzt lebenden Formen scheint einen Fingerzeig zu bieten zur Entscheidung, ob in der Caryophyllaceen-Entwicklung fortschreitende Komplikation oder Reduktion stattgefunden hat. Die Blüten vieler mit reichem Diagramm ausgestatteter Blüten, z. B. von Stellaria, sind stark variabel. Sie können normal fünfkreisig, aber auch vier- und dreikreisig erscheinen. So kann Stellaria den Kronstaubblattkreis ganz verlieren und den Kronblattkreis so reduzieren, daß die winzigen Primordien der Kronblätter nur mikroskopisch sichtbar sind. Daß es sich hier um ontogenetische Reduktionen handelt, ist nicht zu bestreiten, zumal sich Rudimente der abortierenden Glieder in allen Verkümmerungszuständen finden.

Wenn es gelänge, bei den Caryophyllaceen-Gattungen mit armem Diagramm die Rudimente der vermißten Glieder zu finden, und wenn sich diese als die gleichen erwiesen, die auch bei einer reduzierenden Stellaria auftreten, so wäre höchst wahrscheinlich gemacht, daß der Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher Alsineen heute erlebt, auch in der Phylogenie der ganzen Familie stattgehabt hat.

Der erste Teil vorliegender Arbeit befaßt sich des näheren mit der Variabilität der Caryophyllaceen mit reichem Diagramm. Als Beispiel- und Versuchspflanze wurde Stellaria media gewählt, eine Art, die sich durch die starke Veränderlichkeit der Blütenstruktur für den erörterten Zweck besonders zu empfehlen schien.

Im zweiten Teil finden sich die Ergebnisse der blütenentwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen, die an nahezu sämtlichen Caryophyllaceen-Gattungen unter besonderer Berücksichtigung rudimentärer Blütenglieder vorgenommen wurden.

Der dritte Teil enthält die Vergleichung der Resultate und die Kritik der in der Literatur vorliegenden Meinungsäußerungen.

I.

Die Blütenvariationen der Stellaria media sind seit langem bekannt. Die normale Blüte besteht aus fünf Kelchblättern, fünf tiefgespaltenen Kronblättern, drei Kelchstaubblättern, die vor den jüngsten Kelchblättern stehen, und drei Fruchtblättern. Oft indessen finden sich Blüten mit fünf Kelchstaubblättern, ferner solche mit einem bis fünf Kronstaubblättern, so daß die reichste Formel lautet $K_5C_5A_{5+5}G\underline{(3)}$. Andererseits sieht man zuweilen Blüten, in denen die Kronblätter ungleich ausgebildet, ungeteilt, ja scheinbar ganz geschwunden sind. Hierzu kommt, daß die normal fünfzählige Blüte oft vierzählig wird. Das Andröceum variiert im ganzen zwischen Null und elf Staubblättern (vgl. Reinöhl 1903), das Gynäceum zwischen zwei und sieben Fruchtblättern. Endlich kommt neben der Chasmo- auch Kleistogamie vor. Ob diese Verschiedenheiten, die teilweise der Aufstellung von Unterarten zugrunde gelegt wurden, auf das Vorhandensein mehrerer Rassen mit konstanter, erblicher Eigenschaft und deren Mischung in den natürlichen Populationen zurückzuführen sind, oder ob es sich um individuelle Variationen handelt, ob diese von äußeren Bedingungen beeinflußbar sind, und wieweit endlich entwicklungsgeschichtlich Verkümmerungen nachweisbar sind, war noch nicht genauer erforscht. Hier wird versucht, die Frage experimentell zu entscheiden.

Die Fragestellung machte es erforderlich, das Pflanzenmaterial einerseits unter normalen Bedingungen ungestört wachsen zu lassen, um den normalen Entwicklungsgang festzustellen. Andererseits war es veränderten Bedingungen in bezug auf Licht, Wärme, Feuchtigkeit, Bodensalze usw. auszusetzen, um den Einfluß der Außenbedingungen zu ermitteln. Notwendig war dabei vor allen Dingen, das Material gleichartig zu erhalten, weshalb die Kulturen meist vegetativ, d. h. durch Stecklinge und Absenker vermehrt wurden. Das Verfahren ist bei Stellaria media einfach und führt mit großer Sicherheit zum Ziel. Die Bewurzelung geht mit Leichtigkeit vor sich. Schon die auf feuchtem Boden liegenden Zweige pflegen sich sehr rasch an den Knoten zu bewurzeln.

Daß die künstlich erzeugten Veränderungen in der Blütenausbildung erblich fixiert würden, so daß etwa die Nachkommen dieselben Abänderungen zeigten, auch wenn sie unter normalen Bedingungen erzogen wurden, war ja von vorn herein unwahrscheinlich. Trotzdem mußte zum mindesten untersucht werden, wie sich die Nachkommenschaft stark reduzierter Blüten verhält. Ferner lag die Möglichkeit vor, durch fortgesetzte Zucht bei strenger Selbstbestäubung die reinen Linien, aus deren Vermengung die natürlichen Populationen möglicherweise bestanden, zu isolieren. Aus alledem ergab sich die Notwendigkeit, durch Aussaaten zahlreiche Generationenketten zu erzeugen. Um Irrtümer auszuschließen, wurde darauf geachtet, daß jeder Topf nur eine Pflanze trug, und daß der aufgehende Keimling wirklich von dem gesteckten Samen und nicht von einem der in jeder Erde vorhandenen Stellaria-Samen stammte.

Es folgt die stark gekürzte Wiedergabe der Versuchsergebnisse, da die Protokolle von rund 1300 Töpfen in extenso nicht würden gebracht werden können.

1. Stellaria media, normal blühend.

a) Im Freien wurde die Pflanze allermeist normal angetroffen. Die Blütenformel ist dann $K_5C_5A_3G\underline{(3)}$. Die Kronblätter sind etwa so lang wie der Kelch, tief geteilt. Das Andröceum variiert in dem von Reinöhl (1903) an Freilandpopulationen ermittelten Umfang. Viele regelmäßig beobachtete Stöcke auf Schutthaufen, Bauplätzen, Wegrändern usw. zeigten von Frühjahr bis Herbst das gleiche Blütenbild. Die Zahl der reifen Samen betrug meist 8—12, die der Samenanlagen etwas mehr. Insbesondere eine Anzahl Stellarien, die in den nicht ganz dichten Fugen einer granitnen Steintreppe wuchsen und nie

eine Pflege erfuhren, dabei der Sonne stark ausgesetzt waren, blühten mit nicht eben großen, aber ganz regelmäßigen Blüten monatelang. Alle hierher gehörigen Stöcke hielten die Blüten bei trübem Himmel geschlossen. Öffnete man künstlich, so wurden alle Blütenteile normal, der Sexualapparat meist in Selbstbestäubung begriffen, gefunden.

b) An mehreren, in- und außerhalb des botanischen Gartens wachsenden Stellarien, die unter regelmäßiger Kontrolle standen, wurden teilweise die Sprosse geknickt, teilweise die Blätter nach Möglichkeit entfernt. Die geknickten Stroßenden starben zum Teil ab, zum Teil nicht; im letzteren Fall zeigten die Blüten keinerlei Veränderung. Auch das Entblättern blieb ohne Einfluß auf die Blütenstruktur. Soweit die Pflanzen nicht eingingen, blühten sie normal.

c) Im Gewächshaus ist es vergleichsweise schwierig, die Pflanze normalblühend zu erhalten. Am besten gelang es noch in einem hellen, ziemlich trockenen, aber nicht zu heißen Gewächshaus, wenn die Pflanzen auf schlechtem, sandigen Boden von beschränkter Feuchtigkeit wuchsen. Es traten dann zwar die üblichen leichten Etiolementerscheinungen auf: Verlängerung der Internodien, Erblassung des Blattgrüns, aber die Blüten blieben normal.

d) Normal blieben auch die Stecklinge von einer auf einem Erdhaufen gewachsenen Stellaria (87—98). Sie wurden im Kulturhaus auf guter, gedüngter Erde gezogen, aber bis auf eine Achse beschnitten. Die Blätter wurden fortgesetzt entfernt. Trotz dieser starken Eingriffe zeigten die Blüten keine Beeinflussung. Topf 96 bildete schließlich, nach 2 Monaten, einen 120 cm langen Stengel, der, von der Wurzel her gut genährt, offenbar genügend Assimilationskraft besaß, um die Bildung normaler Blüten zu ermöglichen. Als versucht wurde, durch Umwickeln mit schwarzem Papier die Stengel am Assimilieren zu verhindern, gingen die Pflanzen ein.

e) Von einer größeren Zahl Stellaria-Stöcke, die alle auf einem Erdhaufen wuchsen und übereinstimmenden Habitus zeigten, wurde ein Teil in Töpfe mit guter Gartenerde, ein Teil in solche mit schmutzigem Sand gesetzt. Alle kamen ins Gewächshaus (April) und wurden gleichmäßig begossen. Die Sandpflanzen hatten noch im Juni normale Blüten, während die auf guter Erde schon längst die weiter unten näher angegebenen Reduktionen zeigten. Später wurden allerdings auch die Sandpflanzen apetal.

Blütenreduktionen.

a) Durch schlechte Gesamternährung.

α) Stellaria durch Hungerkultur im Freien zu reduzieren, insbesondere apetal zu machen, ist schwierig. Das anspruchslose Unkraut findet fast immer Nahrung genug, und blüht, soviel Stickstoff es anderseits vertragen kann, auf mageren Böden fast voller, wenn auch mit verringertem Blütendurchmesser, als auf fettem. Die ungepflegten Freilandkulturen auf schlechtem Boden blühten stets normal. Nur auf einem öfters künstlich gewässertem Beet waren im August 1915 einige Blüten zu bemerken, die drei bis fünf ungleich lange, oft ungeteilte Kronblätter hatten. An natürlichen Standorten apetal blühende Pflanzen standen leider nicht zur Beobachtung. Groß (1908) hält sie für ein Erzeugnis des mageren, trockenen Bodens. Meine auf schlechtem Boden gezogenen Freilandpflanzen blühten allerdings stets normal. Ohne weiteres wäre nicht einzusehen, warum die anderorts das Blühen begünstigenden Faktoren der Sonne und Trockenheit bei Stellaria anders wirken sollten.

β) Mehrere große Tonschalen wurden mit gewaschenem Sand gefüllt und mit Samen von Stellaria beschickt. Außer regelmäßiger Begießung wurde den im Gewächshaus befindlichen Kulturen nichts verabreicht. Die Pflanzen wuchsen kümmerlich und begannen nach Anlegung weniger Laubblattwirtel zu blühen. Die ersten Blüten zeigten teilweise fünf wohlausgebildete, teilweise ein bis fünf reduzierte Kronblätter. Auch fanden sich einige apetale Primanblüten. Durch die sehr schlechte Ernährung war hier im Gegensatz zu anderen Versuchen gelungen, bereits die ersten Blüten zu reduzieren. Die durch Unterernährung der ganzen Pflanze hervorgerufene Reduktion war die stärkste überhaupt erzielte. Nicht nur die Kronblätter blieben auf dem Primordialstadium stehen, sondern auch das Andröceum wurde bisweilen auf ein bis zwei sterile Spitzchen herabgedrückt. Auch die Zahl der Samenanlagen war gemindert, nämlich acht bis zehn im Durchschnitt, die der reifen Samen zwei bis sechs. Das Durchschnittsgewicht von 200 reifen, lufttrockenen Samen aus solchen Blüten war 0.269 mg, während das ebenso ermittelte Normalgewicht 0,431 mg betrug.

γ) In der feuchten Rille einer Betonplatte, wo außer etwas Staub kein Nährboden zur Verfügung stand, ging Stellaria-Samen normaler Herkunft auf. Die sonstigen Bedingungen waren: Gewächshauslicht, bei Sonnenschein beschattet, Temperatur nachts um 16°, tags um 23° herum. Mitte Juni blühen die kümmerlichen Pflänzchen, meist

apetal, mit drei Staubblättern. Eine Blüte mit $K_5C_4A_0G\underline{(2)}$ sei als seltene Ausnahme erwähnt. Die zwei bis fünf kleinen Samen erzeugten bei Wiederaussaat in gutem Boden normale Pflanzen, die anfangs voll, später reduziert blühten. Der Versuch, Stellaria auf einem feuchten, porösen, fast nährstofffreiem Stein zu kultivieren, wurde mit gleichem Erfolg öfter wiederholt. Stets fanden sich unter den Keimlingen einige, die lange voll blüten und erst spät zu einer Reduktion zu bringen waren. Die Versuche, durch fortgesetzte Auslese aus solchen eine konstante, normalblühende Rasse zu züchten, schlugen sämtlich fehl.

δ) Als ein gutes Mittel, Stellaria-Blüten durch Schwächung der Ernährung zu reduzieren, erwies sich die, gegebenenfalls wiederholte, Stecklingsentnahme. Die Stecklinge der scheinbar konstanten Pflanzen, von den Mutterpflanzen abgeschnitten und gezwungen, ein neues Wurzelsystem zu bilden, werden dadurch offenbar stark geschwächt und reduzieren ihre Blüten sämtlich. Wie stark die fortgesetzte Stecklingsabnahme das Blühen schwächt, sieht man auch an der verwandten Moehringia trinervia, wo auf solche Weise die Vegetationspunkte überhaupt gehindert werden können, Blüten zu bilden (Klebs 1903). So wurde, um die erwähnte, recht konstante Gruppe 87—98 zur Blütenreduktion zu zwingen, eine längere Versuchsreihe angestellt. Am 8. Mai 1915 wurde vom Topf 93 Steckling 700 genommen. In schmutzigem Sand kultiviert, blühte er normal. Am 6. Juni wurden von 700 die Stecklinge 1101 und 1102 genommen und wiederum in Sand gezogen. Die nächsten Blüten waren regelmäßig. Am 6. Juli bildete 1102 eine Blüte mit rudimentärem Andröceum. Nun wurden die Pflanzen durch Papierkästchen verdunkelt und nur die Gipfel im Licht belassen. Am 21. Juli blühte 1102 mit nur vier ungleichen Kronblättern. An der Stelle des fehlenden stand ein epipetales Staubblatt. Der rudimentäre Höcker des Kronblattes war aber, wie stets, vorhanden. Am 24. Juni wurden vom Topf 700 die normalblühenden Gipfel abgeschnitten und als Stecklinge 1113—1115 gezogen. Zwei davon gingen ein, 1114 blühte aus dem einen Gabelast normal, aus dem anderen am 14. Juli mit $K_5C_3A_4G\underline{(3)}$, am 19. Juli apetal und weiblich, am 21. Juli wieder so, vom 23. Juli an aber wieder $K_5C_5A_3G\underline{(3)}$. Der Schwächezustand war überwunden.

ε) In einem anderen Falle trat bei den Kulturen 188—191 keine Reduktion des Petalkreises ein, während die Schwesterkulturen längst apetal blühten. Es wurden daher Stecklinge genommen, die auch sämtlich reduzierten. Wurden dabei blühende Sproßgipfel mit den Blüten als Stecklinge verpflanzt, so trat eine vorübergehende Reduktion ein,

der eine Periode normalen Blühens folgte. So wurden von dem sehr konstanten 467 b am 2. Juni die vollblühenden Gipfel abgeschnitten und in gute Erde gesetzt. Sie bildeten am 16. Juni eine durch Reduktion des Staminalkreises weibliche Blüte. Am 26. Juni waren sie fast durchweg apetal. Am 3. Juli waren wieder fünf Kronblätter vorhanden. Fortab blühten die Pflanzen normal. Ende Juni, als sich die Stecklinge wieder ganz erholt hatten, wurden neuerdings die blühenden Gipfel als Stecklinge benutzt. Deren Blüten zeigten am 3. Juli zwei bis drei winzige Kronblätter, am 16. schon wieder fünf kleine, am 23. endlich fünf kräftige Kronblätter. Zum dritten Male wurde das Experiment am 16. Juli gemacht. Wieder wurden vollblühende Gipfel als Stecklinge genommen. Sie hatten vom 18. bis 20. einen minderzähligen, vom 21. ab wieder einen normalen Petalkreis. Wurden hingegen junge, noch blütenlose Seitenzweige der konstant vollblühenden Stellarien als Stecklinge benutzt, so hatten die ersten, naturgemäß erst nach einiger Zeit auftretenden Blüten fünf Kronblätter, und eine Reduktion zeigte sich erst nach längerem oder kürzerem Blühen aus anderen, unten erörterten Gründen. Zum Beispiel Steckling 571, gesteckt am 20. April, blühte am 3. Mai normal, am 30. Mai mit fünf ungleichen, am 6. Juni mit winzigen, am 9. Juni ohne Kronblätter.

Es wurde wiederholt bemerkt, daß unter anderen Hemmungen auch Kleistogamie durch ungünstige Bedingungen erzielt werden konnte. Die Kleistogamie ging aber keineswegs stets mit Petalreduktion Hand in Hand, vielmehr fanden sich in vielen der künstlich geöffneten kleistogamen Blüten fünf wohlausgebildete Kronblätter. Einige Autoren vermuten, daß die apetale Form vollkommen kleistogam sei. So gibt Celakovsky (1881) an, daß er an einem Standort unter dreißig kleistogamen, apetalen Stellarien nur eine chasmogame mit schmalen Petala von halber Kelchblattlänge gefunden habe. Leider fehlt die Angabe, ob an dem betreffenden Tage, wie zu vermuten steht, bedeckter Himmel war. Die Stellarien, normale wie apetale, öffnen sich nur bei guter Beleuchtung. Verfasser beobachtete viele Stöcke, die ihre apetalen Blüten an hellen Tagen weit öffneten. Auch zeigten diese Pflanzen mitunter ein schönes, dunkles Grün, was Celakovsky's Angaben gleichfalls widerspricht. Vöchting's (1893) Frage, ob die Stellaria media β apetala Döll kleistogam oder chasmogam sei, kann also dahin beantwortet werden, daß auch diese Rasse, wenn sie wirklich als solche unterschieden werden soll, sich wie die andere verhält: bei hellem Licht öffnen sich die apetalen Blüten weit, bei Lichtschwächung wenig

oder gar nicht. Hin und wieder wurde beobachtet, daß frisch geschnittene und gepflanzte Stecklinge ihre Blüten während der ersten Tage trotz guter Beleuchtung nicht öffneten. Es liegt die Vermutung nahe, daß dies eine Folge der starken Schwächung war. Ist man gewillt, das Geschlossenbleiben der Stellaria als Kleistogamie zu bezeichnen, so kann das erwähnte Verhalten in Parallele gesetzt werden mit den Resultaten Goebel's (1904), der bei Impatiens, Capsella und Pisum durch schlechte Ernährung Kleistogamie hervorrief.

b) Durch gute Gesamternährung.

α) Reduktionen, die offenbar auf korrelativer Schwächung der Blüten bei gesteigerter vegetativer Entwicklung beruhen, kann man gelegentlich im Freien beobachten, z. B. wenn auf Komposthaufen wuchernde Stöcke regelmäßig begossen werden. Ganz ähnlich verhielten sich zahlreiche Pflanzen, 1123—1276, die im Frühjahr 1916 aus Samen gezogen wurden. Diese Samen waren von genau bestimmter Herkunft, teilweise von normalen, teilweise von apetalen Blüten. Die Keimpflanzen wurden schon im Februar in ein großes Mistbeet ausgepflanzt, das bei Frost bedeckt gehalten wurde. Es entwickelten sich durchweg gedrungene, fette, dunkelgrün gefärbte Pflanzen, die von Ende März an blühten. Die ersten Blüten waren regelmäßig, schon nach einer Woche aber reduzierte sich der Kronblattkreis ziemlich übereinstimmend bei allen, so daß hinfort stets ein bis fünf ungleiche, oft sehr kleine Kronblätter vorhanden waren. Normale und ganz apetale Blüten kamen selten vor. Andröceum und Gynäceum zeigten keine Reduktion, die Zahl der Samen war sogar reichlich.

β) Von einer, in einem steinigen Winkel zufällig wachsenden, normal-blühenden Stellaria wurden im April Stecklinge genommen (nichtblühende Seitenzweige) und einerseits ins freie Mistbeet, andererseits in Töpfe mit sandiger Erde gesetzt. Diese Töpfe wurden bis zum Rand ins Mistbeet eingegraben, um den Kulturen beider Art den gleichen Standort zu geben, gleiche Niederschlagsmenge usw. Die Stecklinge gingen an und blühten von Anfang Mai an normal. Die ausgepflanzten Exemplare entwickelten sich jedoch bald kräftiger, bekamen dickere Stengel und größere Blätter und zeigten vom 20. Mai an Unregelmäßigkeiten im Petalkreis. Seither blühten sie mit ein bis fünf ungleichen, oft winzigen Kronblättern, während die Topfstecklinge, die sich weniger stark entwickelten, stets normal mit fünf gleich großen Kronblättern von Kelchblattlänge blühten.

γ) Dieselben Reaktionen, nur schneller und intensiver, wurden in vielen hunderten von Fällen erhalten, wo Stellarien entweder als ganze Stöcke oder als Stecklinge vom Freiland ins Kulturhaus übernommen und dort unter guten Ernährungsbedingungen kultiviert wurden. Hierbei wurde in der Regel ein aus Nymphenburger- und Komposterde gemischter Boden verwendet, der zur besseren Auflockerung einen kleinen Zusatz groben Sandes erhielt. Die so gepflegten Pflanzen, denen natürlich reichlich Licht und Feuchtigkeit geboten wurde, veränderten sich übereinstimmend sehr bald im Habitus. Die Internodien wurden länger, steif aufgerichtet, statt wie im Freien mehr am Boden gelagert. Das Blattgrün wurde heller, oft ins Gelbliche spielend. Epipetale Staubblätter traten seltener auf. Die Kronblätter wurden schmäler, ungleichmäßiger und pflegten nach drei bis vier Wochen zu schwinden. Sie wurden zwar stets angelegt, blieben aber auf dem Primordialstadium stehen. Stöcke, die wochenlang nahezu apetal geblüht hatten, zeigten gelegentlich wieder ein bis fünf kleine Kronblätter. Verglich man Stellarien in diesem Zustand mit solchen in der freien Natur, so fiel sofort der üppige, geile Habitus oder Gewächshaus-Individuen auf. Stets fanden sich Exemplare, die ihre normalen Blüten länger behielten als die anderen. Stecklinge, die davon genommen wurden, reduzierten aber rasch. Während der Übergangszeit trug oft ein und dieselbe Pflanze Blüten verschiedener Ausbildung, z. B. Topf 238 am 7. April 1915:

$K_5C_4A_4G_3$
$K_5C_0A_3G_3$
K_5C_5 ungleiche A_4G_3, oder am 20. April:
K_5C_2 kleine A_3G_3
K_3C_5 mittelgroße A_4G_3
K_5C_3 winzige A_3G_3
K_5C_1 kleines A_5G_3
K_5C_2 kleine A_4G_3.

Eine in vielen Fällen gemachte Beobachtung ist die, daß die obersten Gipfel der — hoch aufgerichteten — Hauptachse reduzierte Blüten trugen, während die Blüten an den unteren Seitenzweigen noch ganz regelmäßig waren, z. B. Topf 582:

am 12. Juni unten: 5 große, regelmäßige Kronblätter,
oben: 4—5 mittelgroße, ungleiche;
am 15. Juni unten: 5 große,
oben: 1 kleines;
am 19. Juni unten: 5 große,
oben: 4 ungleiche, kleine.

Diese allgemeine Erfahrung muß noch dahin ergänzt werden, daß der beschriebene Unterschied zwischen oberen und unteren Blüten hauptsächlich dann eintrat, wenn die Pflanzen mit Stäben gestützt und zu senkrechter Haltung gezwungen waren. Sie wuchsen dann bis zur Höhe von mehreren Dezimetern über den Boden, wie es in freier Natur selten geschieht, die obersten Internodien streckten sich bedeutend, und es läßt sich denken, daß die Verlängerung des Weges, auf dem die Nährstoffe zu den obersten Blüten gelangen, die Ernährung ungünstig beeinflußt. In der Natur lagert sich die Pflanze mehr oder weniger am Boden, nur die vordersten Internodien sind erhoben, die den Boden berührenden Knoten bewurzeln sich oft, und so lange wurzellose Achsen wie im Gewächshaus kommen nicht vor. Läßt man Pflanzen so wachsen, unterbleibt auch die Reduktion der Gipfelblüten. Die Fähigkeit der Stengelknoten, sich zu bewurzeln, läßt sich übrigens steigern. Erhöht man nämlich die Luftfeuchtigkeit auf 90—95%, so treten Wurzeln auch an den Knoten auf, die vom Boden 5 und mehr Zentimeter abstehen.

Bei allen diesen Versuchen wurden die Pflanzen auf einem guten mit Komposterde stark versetzten Boden gehalten. Dabei wurden Größe und Zahl der Samen nicht vermindert. Das Durchschnittsgewicht einer großen Zahl Samen (reif, lufttrocken) aus rein apetalen Blüten betrug 0,454 mg, während dasjenige von Samen aus normalen Freilandpflanzen 0,431 mg betrug.

Ein ganz ähnliches Verhalten zeigten die im Kulturhaus aus Samen gezogenen, auf gutem Boden wachsenden Stellarien. Ihre ersten Blüten waren stets normal. Nach einiger Zeit, am ehesten im Sommer, trat Reduktion des Petalkreises ein. In den Primärblüten traten auch epipetale Staubblätter am häufigsten auf. Es wurde eine lange Reihe von Aussaaten gemacht, um zu ermitteln, ob die Samen aus verschieden gearteten Blüten verschieden blühende Pflanzen ergeben. Zu diesem Zweck wurde Same einerseits aus den normalen Blüten der Freilandstellarien, andererseits aus apetalen Gewächshausblüten geerntet und ausgesät. Ein Unterschied war nicht zu bemerken. Die im Gewächshaus aufgegangenen und weiter kultivierten Pflanzen wurden ausnahmslos apetal, wenn auch nach sehr verschiedenen Zeiten. Die im Freiland auf bestem Boden erzogenen Keimlinge zeigten die oben unter b α) geschilderten Reduktionen. Die auf schlechtem Boden erzogenen blühten normal, gleichviel ob sie von normalen oder apetalen Blüten abstammten. Hiermit stimmen gut überein die Ergebnisse von Kulturversuchen, die Groß mit Samen von natürlich vorkommender Stellaria

pallida angestellt hatte. Es sei schon hier bemerkt, daß nach diesen wie nach meinen Versuchen die apetalen – und ebenso die zehnmännigen — Formen nicht als eigene Arten unterschieden, sondern höchstens als Standortsmodifikationen aufgefaßt werden können. Herr Professor Groß hatte die Güte, mir seine Resultate schriftlich mitzuteilen. „Das Hauptergebnis ist, daß sich pallida auf gelockertem, mäßig feuchtem und mäßig besonnten Boden schon in der ersten Generation zu typ. media zurückzubilden begann.“ Es geht daraus hervor, daß Stellaria media in freier Natur dann apetal vorkommen kann, wenn die entsprechenden Bedingungen andauernd darauf einwirken. Übereinstimmend geben alle Floristen für Stellaria pallida ein gleiches Milieu an: viel Sonne, Steine, leichte Durchhitzung und Austrocknung des Bodens usw. So schreibt Groß: „Ich fand auch in der Pfalz pallida an zwei Stellen, und zwar wieder nur auf hartem, sonnigem Boden bei Dürkheim und bei Freinsheim. In den kräftig gedüngten Weinbergen der Pfalz ist media überaus häufig mit mehr als fünf und sehr oft mit zehn Staubblättern zu beobachten, ohne daß m. E. diese Pflanzen zu neglecta zu stellen sind.“ Da auch ich zehnmännige Stellarien, aus dem Freien geholt und den oft geschilderten Bedingungen unterworfen, zur Reduktion brachte, steht zu vermuten, daß alle diese Unterarten, von neglecta bis pallida bzw. apetala nur als Standortsmodifikationen einer einzigen Art aufzufassen sind. Das gleiche gilt von den zahllosen Unterarten, die Béguinot aufgestellt hat (1910). Fanden sich doch oft die Charakteristika mehrerer solcher Unterarten auf einem Stock vereinigt.

Während also bei Unterernährung der ganzen Pflanze alle Blütenkreise reduziert werden konnten, erstreckte sich die Hemmung bei überernährten meist nur auf den Petalkreis. Ja es zeigte sich in diesem Falle oft eine gewisse Üppigkeit der anderen Kreise. So wurden z. B. von den Töpfen 143, 153 und 154, welche im Gewächshaus besonders rein apetal blühten, Stecklinge genommen und in guter Erde unter Zusatz von Nährsalzen kultiviert. Dabei zeigte sich, daß wohl gelegentlich ein bis zwei Kronblätter auftraten, doch kaum öfter als an den Mutterpflanzen und anderen apetalen auch. War nun auf diese Weise eine Kräftigung des Petalkreises nicht zu erzielen, so traten in den anderen Kreisen sehr auffällige Veränderungen auf. Die Kelchblattzahl begann zwischen vier und sechs zu schwanken. Epipetale Staubblätter, die sich nur an den ersten Blüten der Mutterpflanze gezeigt hatten, wurden wieder öfter bemerkt, meist ohne zugehöriges Kronblatt. Am auffallendsten war aber das Auftreten von zwei, vier, ja sieben

Fruchtblättern. Es folgt hier eine Reihe von Blütenformeln aus dieser Periode:

$K_4C_1A_{1+5}G_4$
$K_5C_0A_{2+5}G_3$
$K_4C_0A_4G_2$
$K_6C_0A_6G_3$
K_6C_1 rudimentär $A_{1+5}G_3$
K_6C_1 rudimentär $A_{1+5}G_4$
$K_5C_0A_5G_7$!

Die Samenzahl betrug meist über neun. Ferner traten zahlreiche Mißbildungen auf. Öfters verwuchsen zwei Blüten auf einem Stiel mehr oder weniger eng zu einer Blüte.

Bei den Stellarien dieser Gruppe wurde auch eine Variation in der Zahl der Wirtelglieder beobachtet. Eine größere Anzahl Kulturen wurde bis auf die alleruntersten Stengelteile beschnitten zu einer Zeit, da die Pflanzen ihre ersten Blüten öffneten. Nach einiger Zeit, indes die Pflanzen im Gewächshaus bei guter Helligkeit, Wärme und Feuchtigkeit blieben, wurde bemerkt, daß die aus den Blattachseln in großer Zahl gewachsenen neuen Sprosse zum Teil dreizählige Wirtel trugen. Später gingen alle diese wieder zur Zweizähligkeit über, wobei meist der erste bzw. unterste der zweizähligen Wirtel eine Übergangsbildung zeigte. Das eine der beiden Blätter hatte nämlich zwei Mittelnerven und zwischen denselben eine taschenartige Vertiefung, so daß es wie aus zwei Blättern verwachsen schien. Offenbar waren durch das totale Beschneiden der Stöcke nicht nur die unteren Achselknospen von allen Entfaltungshemmungen befreit, sondern auch von der intakten Wurzel her mit einem solchen Überschuß von Baustoffen versehen worden, daß statt der normalen zwei- die dreizähligen Wirtel gebildet wurden. Diese vegetative Abundanz gab sich auch darin zu erkennen, daß die Sprosse erst nach Bildung einer längeren Reihe von Laubblattpaaren zum Blühen schritten, während umgekehrt oft beobachtet wurde, daß Achselknospen unmittelbar aus der Achsel blühten, wenn das vegetative Wachstum des Stockes z. B. durch Wassermangel stark gehemmt war.

Dieses Dreizähligwerden der Wirtel wurde im April beobachtet. Leider wurden die betreffenden Kulturen bald darauf irrtümlich weggeworfen, auch kein Same davon aufgehoben. Die Erscheinung konnte hinfort an normalen Kulturen nicht mehr beobachtet werden. Um sie wieder hervorzurufen, versuchte ich nochmals die gleichen Umstände zu schaffen, unter denen die Dreizähligkeit vordem aufgetreten war. Es wurden 32 Aussaaten nebeneinander gemacht. Das vegetative

Wachstum der aufgehenden Pflänzchen wurde möglichst begünstigt. Zu einer Zeit, wo eben die ersten Blüten gebildet wurden, wurde alles bis auf die untersten Stengelteile beschnitten. Unter den neu austreibenden Achselknospen fand sich auch ein Zweig, der einen dreiblätterigen Wirtel trug, ober- und unterhalb davon aber nur zweizählige. Es sollen bis zu sechszählige Wirtel vorkommen (Hegi). Beobachtungen über drei- und mehrzählige Wirtel bei anderen Caryophyllaceen liegen zahlreich vor. So nach Rohrbach (1868) bei Silene linicola, Dianthus barbatus, nach Schimper (ibid. cit.) auch bei Silene nutans.

Da es von Wichtigkeit schien, die Frage nach der Vererbbarkeit der Blütenreduktionen von Stellaria media endgültig zu entscheiden, wurden Samen genau bestimmter Blüten geerntet, ausgesät, und die Keimpflanzen zum Teil im Gewächshaus, zum Teil im Freien erzogen. Parallel dazu wurden die gleichen Versuche gemacht mit Samen, der von normalblühenden Freilandpflanzen stammte. Um das Resultat vorwegzunehmen, sei bemerkt, daß ein Einfluß der speziellen Beschaffenheit der Mutterblüten auf diejenige der Abkömmlinge in keinem Fall festgestellt werden konnte. Die im Kulturhaus auf gutem Boden gezogenen Stellarien reduzierten den Petalkreis früher oder später sämtlich. Solche, die länger normal blieben als die anderen, fanden sich unter den Abkömmlingen sowohl der apetalen wie der normalen. Es waren das meist die weniger üppig entwickelten Exemplare, so daß auch hier die verschiedene Persistenz eine Folge der Zufälligkeiten der Ontogenese zu sein scheint. Übereinstimmend schritten auch die im Freiland auf gutem Boden unter häufiger Bewässerung wachsenden zur Petalreduktion, die aber selten zur völligen Apetalie gelangte. Solche scheint im Freien schwer zu erzielen zu sein. Drittens endlich blühten auf magerem, trockenem Boden im Freiland alle Stellarien normal. Auch die Samenzahl schien sich nicht nach den Eigenschaften der Eltern, sondern nur nach den Ernährungsverhältnissen zu richten. Auf Komposterde gab es stets mehr und größere Samen (10—16) als auf stark sandigem, trockenem Boden (6—12). Hier sei auch bemerkt, daß die Kulturhauspflanzen sich stets selbst bestäubten. Für die im Freiland kann nicht garantiert werden, doch ist Selbstbestäubung sicher die Regel. Blüten, die wegen trüben Wetters nie geöffnet waren, gaben stets und gleich viel reifen Samen. Bateson (1887) meint, Stellaria media sei „not invariably self-fertilized", da sie gelegentlich von Insekten wegen ihres Honigs besucht werde. Parallelversuche mit selbstbestäubten und künstlich gekreuzten Blüten ergaben ein

kleines Plus für die gekreuzten in bezug auf Samenzahl und -größe, auch auf Größe und Gewicht der von gekreuzten abstammenden Tochterpflanzen. Offenbar aber kann die Pflanze auf Selbstbestäubung ohne großen Schaden verzichten.

Von den zahlreichen Generationenketten sei nur eine wiedergegeben.

Kultur 81, gewachsen auf guter Erde in einem Warmhaus, blühte vom 28. Februar 1915 bis 12. Mai, seit 24. März fast apetal. Der am 10. April geerntete Same einer Blüte mit K_5C_1 kleines A_3G_3 wurde ausgesät als

Kultur 540—544. Gewächshaus, gute Erde. Blüte anfangs normal, ab Mitte Juni ganz apetal. Samen solcher Blüten wurden ausgesät als

Kultur 859—864 unter gleichen Bedingungen. Erste Blüte am 27. Juli normal mit $K_5C_5A_{3+1}G_3$. Anfangs August Beginn der Petalreduktion. Samen fast apetaler Blüten aufgehoben und im Frühjahr 1916 ausgesät als

a) Kultur 1246—1254 (Freiland, Mistbeet, feucht). Blüte zunächst normal, seit Ende April Petalreduktion, aber keine Apetalie. Große, üppige Pflanzen.

b) Kultur 1255—1271 (Freiland, Kies, mit lehmigem Sand, trocken). Blüte stets normal, Pflanzen wie Blüten kleiner als bei vorigen.

3. Rückgängig gemachte Blütenreduktionen.

Weit schwieriger als die Herbeiführung der Reduktionen gestaltete sich die Rückgängigmachung derselben. Mannigfache Versuche, die in dieser Richtung angestellt wurden, schlugen fehl. So gelang es nicht, während der Monate Mai bis August die im Gewächshaus apetal gewordenen Stellarien durch Auspflanzen ins Freiland wieder normal zu machen. Die Pflanzen gingen ein, sobald man sie den natürlichen Bedingungen schutzlos preisgab. Noch weniger glückte es mit Stecklingen. Bessere Ergebnisse wurden erzielt, in den Frühjahrsmonaten, in denen auch sonst Stellaria media am frischesten ist.

Ende März wurden einige apetal blühende Gipfel als Stecklinge in das Mistbeet gesetzt, wo sie, fast stets unter freiem Himmel wachsend, bald ihren Habitus änderten. Die langen, steif aufgerichteten Internodien der Gewächshauspflanze wurden kürzer, und lagerten sich am Boden. Die Laubblätter wurden kleiner und saftiger. Die Blüten zeigten Mitte April kleine Kronblatt-Spitzchen, Anfang Mai drei bis fünf ansehnliche Kronblätter. Es war also in den relativ kühlen Frühjahrsmonaten gelungen, die Petalreduktion rückgängig zu machen. In

diesem Zustand verharrten die Pflanzen längere Zeit, bildeten viele ganz normale Blüten, erstarkten dann namentlich vegetativ immer mehr, wurden sehr üppig und zeigten allmählich wieder Petalreduktion (Juni). Die Vermutung liegt nahe, daß die Apetalie dieser Stellarien durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums hervorgerufen war. Die gleiche Ursache liegt offenbar vor, wenn man, wie oft getan, die Pflanzen bei reichlicher Feuchtigkeit, leicht geschwächter Beleuchtung (Verglasung des Gewächshauses) und guter Ernährung mit Bodensalzen kultivert. Sie pflegen dann geil und üppig aufzuwuchern. Bringt man sie, nachdem sie durch vegetative Üppigkeit ihre Blüten korrelativ reduziert haben, ins freie Land, so wird durch die Stecklingsentnahme oder unvermeidliche Wurzelbeschädigung eine Schwächung herbeigeführt, die im Verein mit hellerem Licht und größerer Trockenheit die Blütenbildung begünstigt, — bis die im fetten Boden rasch erstarkende Pflanze wiederum in starkes Vegetieren gerät. Mit dieser Deutung stimmt auch folgender Versuch gut zusammen.

Am 17. Juli 1915 hatte Topf 667 lauter apetale Blüten. Die Pflanze wurde nun in einen neuen Topf mit frischer Erde gesetzt, wobei eine Beschädigung des reichen, am Ton klebenden Wurzelsystems nicht zu vermeiden war. Am 25. Juli zeigten sich Blüten mit vier bis fünf Kronblättern. Die Pflanze blühte normal bis Anfang August, worauf wieder Apetalie eintrat.

Es ist hier zu bemerken, daß die Gewächshausstellarien zwar im allgemeinen ein helleres Grün aufwiesen als die im Freien wachsenden. Andererseits waren aber gerade bei apetalen Stöcken oft die Laubblätter tief dunkelgrün gefärbt. Das entspricht durchaus dem üppigen vegetativen Ernährungszustand, der in solchen Fällen die Apetalie hervorgerufen hatte. Celakovsky meinte seinerzeit (1881), die Apetalie sei mit gelbgrüner, blasser Farbe des Laubes gepaart.

Interessant war das Verhalten der unter 2. a) *α*) erwähnten, mit Sand gefüllten Schalen, auf denen im ganzen etwa 100 Stellarien nahezu apetal blühten. Zwei dieser Schalen wurden Mitte April ins Freie gebracht. Darauf gingen die meisten Pflanzen ein. Die übrigen blühten reduziert weiter. Auch Übergießen mit Nährsalzlösung blieb ohne ersichtlichen Einfluß. Als Letztes wurde versucht, die Pflänzchen in gute Erde umzupflanzen. Sie hielten das jedoch, offenbar wegen zu großer Schwäche, nicht aus. Nur eine kam fort und entwickelte sich im Laufe von drei Wochen zu einer gesunden Pflanze, die noch heute (Mitte Juni) normale Blüten trägt.

Zum Schlusse sei das Verhalten einiger Töpfe erwähnt, die im April und Mai apetal geblüht hatten. Sie wurden dann zum Wegräumen beiseite gestellt und nicht mehr gepflegt. Anfang Juni, als sie bereits teilweise verdorrt und abgestorben waren, erhielten sie zufällig wieder Begießung. Sie erholten sich nun zum Teil und blühten mit kleinen, ganz normalen Blüten weiter. Hier hatte das Austrocknen die vegetative Kraft gründlich geschwächt und deren auf die Blüten ausgeübte Hemmung beseitigt.

Zusammenfassung der Ergebnisse des Experiments.

In den Blüten von Stellaria media variiert die Staubblattzahl in ziemlich weiten, die Zahl der Fruchtblätter und Samenanlagen in ziemlich engen Grenzen. Diese Variabilität ist eine der Pflanze eigene, erbliche Eigenschaft, die im einzelnen Falle auf Wirkungen äußerer Bedingungen nicht unmittelbar zurückgeführt werden kann. Neben dieser Variabilität zeigt die Stellariablüte häufig Reduktionen derart, daß die Kronblätter gehemmt, bisweilen auch Staubblätter und Samenanlagen vermindert bzw. funktionsuntüchtig werden. Diese Reduktionen sind von äußeren Bedingungen abhängig. Sie werden einerseits durch starke Unterernährung der ganzen Pflanze, andererseits korrelativ durch Begünstigung der vegetativen Entfaltung hervorgerufen. Im letzteren Falle wird meist nur der Kronstaubblattkreis reduziert. Alle Reduktionen treten mit quantitativen Unterschieden an allen Stellarien auf und können rückgängig gemacht werden.

In der freien Natur scheint sich Stellaria mit dem Komplex der natürlichen Bedingungen, der durch lange Zeiträume gleichförmig gewirkt hat, derart im Gleichgewicht zu befinden, daß Blüten mit der Formel $K_5C_5A_3\underline{G(3)}$ gebildet werden. Daß es sich um ein Gleichgewicht handelt, sieht man an dem sofortigen Eintritt veränderter Bildung, sobald gewisse Faktoren des Bedingungskomplexes künstlich verändert werden.

Was die an natürlichen Standorten vorkommenden apetalen Stellarien betrifft, so dürfte die Reduktion derselben teilweise auf akkumulierender Wirkung schlechter Ernährung beruhen, teilweise auch darauf, daß diese Pflanzen einem öfteren schroffen Wechsel von Feuchtigkeit und üppigem Vegetieren einerseits, starker Besonnung und Trockenheit andererseits ausgesetzt sind. Nach Angabe der Floristen sind die Standorte der Varietät apetala ähnlich beschaffen. Es sind dies die gleichen Bedingungen, die auch im Gewächshaus die Apetalie begünstigen.

II.

In der nun folgenden Schilderung der Blütenentwicklung der einzelnen Caryophyllaceen-Gattungen werden nur die Merkmale erwähnt, die für die phylogenetischen Erwägungen von Bedeutung sind, und von sonstigen Beobachtungen nur die, durch welche frühere Angaben berichtigt werden.

Bei den

typischen Alsineen

schließt, wenn genügend Laubblattwirtel gebildet sind, eine Gipfelblüte den Sproß ab. Macht man einen Querschnitt so, daß die Achse der Blüte samt den beiden Vorblättern und den zugehörigen Achselsprossen getroffen wird (Fig. 1), so sieht man, daß die Vorblätter *V* und die zugehörigen Achselsprosse *a*, von denen in der Figur nur die undifferenzierte, unterste Partie getroffen ist, ungleich sind, und daß die Achse der Mittelblüte *A* nicht in der Mitte liegt, sondern gleichsam von den beiden Achselsprossen einseitig hinaus gedrückt ist. Dasselbe, aber höher geschnitten, zeigt Fig. 2. Am Stengel *S* entspringt aus der Achsel des Blattes *B* die Blüte *A*, die von ihren Vorblättern *v* und deren Achselsprossen *a* einseitig hinausgedrückt ist. Auf der hinausgeschobenen, breiteren Seite entsteht Kelchblatt *1* schräg oberhalb des *a*-Vorblattes v_1. Diese Reihenfolge der Anlagen am Vegetationspunkt: *a*-Vorblatt v_1, β-Vorblatt v_2, Kelchblatt *1* ist durchaus verständlich. An den Blütenzweigen ist der β-Achselsproß stets der geförderte. Verbindet man im Diagramm die geförderten Achselsprosse, so erhält man eine Zickzacklinie (punktiert). Der subordinierte, geförderte Achselsproß kommt abwechselnd rechts und links zu liegen, worin sich Wickeltendenz offenbart. Das Kelchblatt *1* einer Achselsproßblüte liegt immer abgewendet 1. von der übergeordneten Abstammungsachse, 2. vom eigenen β-Vorblatt. Kelchblatt *2* liegt dann gegen die Abstammungsachse hin. Damit ist der Drehungssinn der Kelchspirale festgelegt. Obwohl diese nach $^2/_5$ fortschreitet, sind die Öffnungswinkel der Sektoren ungleich. Kelchblatt *1* und *3* stehen sich meist näher, als das Schema erlaubt, Kelchblatt *4* und *5* haben Neigung zu transversaler Stellung, rücken also von Kelchblatt *2* mehr als je 72° ab. Entsprechend den Vorblattverhältnissen läuft die Kelchspirale bald rechts, bald links herum. Nach Anlegung der Kelchblätter erscheinen gleichzeitig die fünf Kronblätter als sehr sanft gewölbte Höcker. Gleich darauf werden die Primordien der Kelchstaubblätter sichtbar. Die vor den jüngsten Kelchblättern treten zuerst auf. Der Vorsprung ist aber nur klein. Deutlich ist dagegen, daß das Primordium des vor Kelchblatt *4* stehenden Staubblattes immer größer und dicker aussieht als

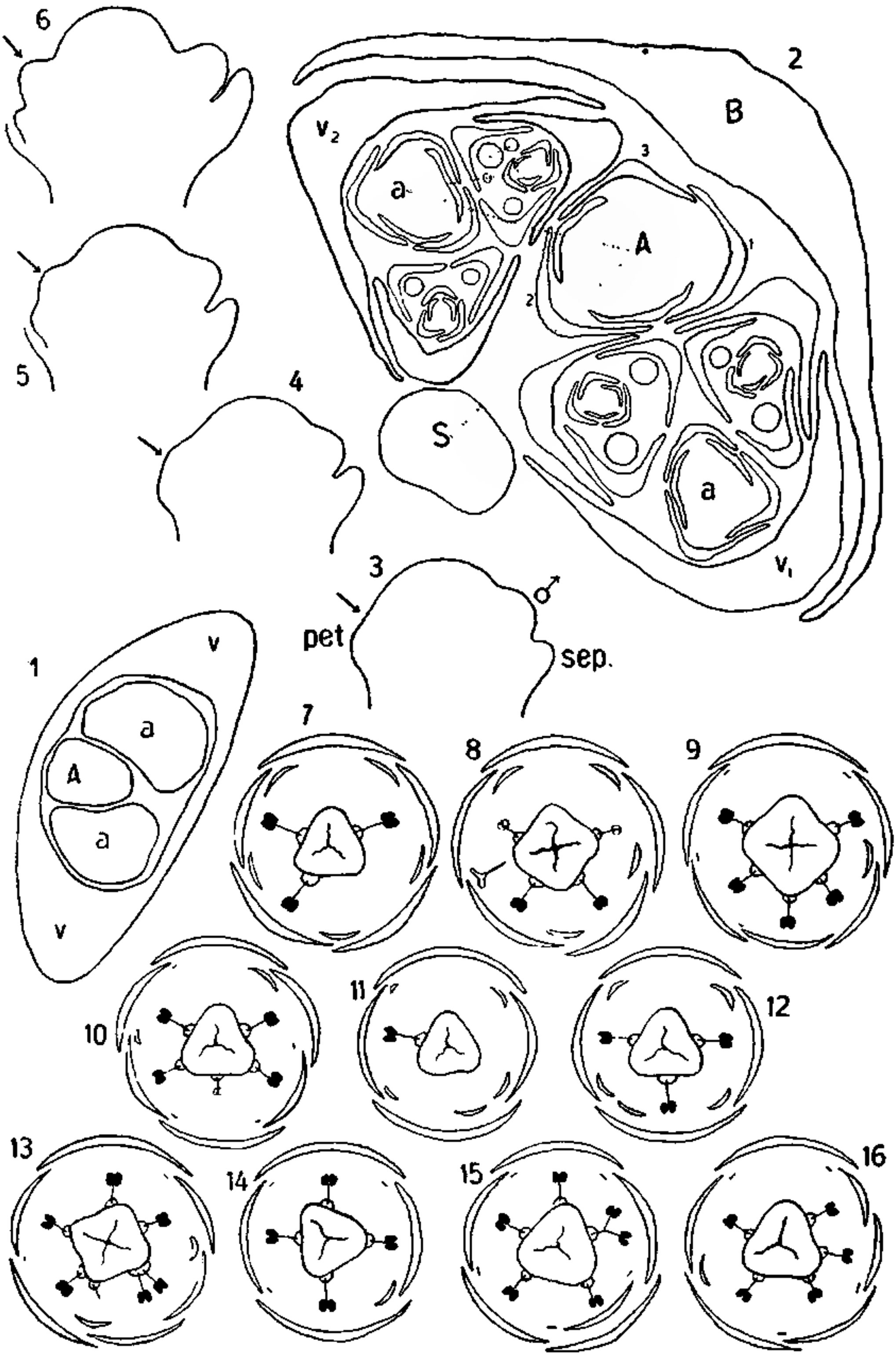


Fig. 1, 2. Stellaria media, Sproßquerschnitte halbschematisch. 3—6. Cerastium arvense, mediane Längsschnitte junger Blüten. 7—16. Diagr. von Stellaria media.

das vor Sep. 5, dieses wieder größer als die übrigen. Später gleichen sich die Größenunterschiede wieder aus. Die genannten Staubblätter gehen nach meinen Beobachtungen an Stellaria media den übrigen im Ausstäuben nicht selten voraus. Nach Anlegung der Kelchstamina geschieht folgendes: die Einsattelung (in Fig. 3 durch einen Pfeil gekennzeichnet), mit der die Petalprimordien nach oben in den Blütenboden übergehen, verflacht sich, hebt sich (Fig. 4), und es erscheinen unmittelbar über den Kronblättern, aber unter- bzw. außerhalb der Kelchstaubblätter die fünf Primordien der Kronstaubblätter. Payer hat dies sehr gut beobachtet. Er beschreibt den für Alsineen so typischen Vorgang, wie das dicht über dem Petalum stehende Staubblatt allmählich größer wird, bis „à un certain moment, les étamines sont plus grosses que les pétales et disposées de tel façon que le pétale ne semble plus qu'un bourrelet extérieur né sur cette étamine". Vgl. hierzu Fig. 3—6. Mikrotomschnitte von solchen Stadien lehren, daß zu der Zeit, wo die Kronblätter angelegt werden, das darüber befindliche Gewebe des Blütenbodens weder nach Form, noch nach Inhalt der Zellen Andeutungen von epipetalen Staubblättern zeigt. Von einer Entstehung der beiden, so eng gepaarten Glieder aus einem Primordium kann keine Rede sein. Nach den Kronblättern werden erst die Kelchstaubblätter angelegt und ziemlich weit differenziert. Dann erst erscheinen die Kronstaubblätter. Anzeichen für ontogenetisches Dédoublement fehlen vollständig. — Die Kronblätter bleiben lange sehr klein und strecken sich erst kurz vor Öffnung der Blüten. Bei den häufig vorkommenden apetalen Formen unterbleibt die Streckung, nie aber die Anlegung. — Erst nachdem die Staminalprimordien alle sichtbar sind, erscheinen die Fruchtblätter, die meist, aber nicht immer, mit den Kelchstaubblättern alternieren. Was die weitere Entwicklung des Fruchtknotens anlangt, so ist den Ausführungen Schäfer's (1890) nichts hinzuzufügen. Die Fruchtblätter treffen sich mit ihren Rändern, die als Scheidewände bis zur zentralen Erhebung der Blütenachse reichen; mit dem Wachstum der Fruchtblätter laufen auch die Scheidewände höher am Zentralkegel hinauf, oberhalb derselben ragen sie schließlich frei vom Rande herein, ohne sich zu treffen. Die Samenanlagen treten an den äußersten Rändern der Fruchtblätter auf, oben beginnend, zwei Reihen in jedem Fach. Die Scheidewände werden später aufgelöst usw.

Malachium aquaticum.

An dieser Pflanze läßt sich besonders deutlich die Entwicklung der alternisepalen Blütensektoren verfolgen (Fig. 17 und 18). Schon

Payer schildert und zeichnet anschaulich, wie die Kelchstamina zuerst erscheinen, stets größer sind und weiter innen stehen als die Kronstamina. Der Zeichnung (Pl. 73, Fig. 6) ist auch zu entnehmen, daß die Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern gefördert sind und in der Entwicklung den anderen vorauseilen. Vergegenwärtigt man sich, daß dem zuerst erscheinenden höchsten Staubblatt vor Sep. 5 die anderen in absteigender Spirale folgen, daß sodann die noch tiefer stehenden Kronstaubblätter erscheinen, so ergibt sich für diese typischen Caryophyllaceen eine basipetale Entwicklung des Andröceums.

Schumann konnte sich wegen der Insertionshöhe der Staminalkreise nicht entscheiden. Er meinte, daß die epipetalen Stamina höher stehen als die episepalen. Jedenfalls aber bilden, wie er sagte, die großen episepalen Primordien die Kontakthöcker und bedingen die epipetale Lage der Fruchtblätter (1889). Es ist hierbei nicht verständlich, wie die Kelchstamina die Kontakthöcker für die Fruchtblätter bilden können, wenn sie doch tiefer stehen als die Kronstamina. Nachprüfung ergab, daß die Fruchtblätter über den Kronblättern stehen, also in diesem Falle mit dem innersten Staminalkreis, den Kelchstaubblättern, alternieren; vgl. hierzu auch Payer, Pl. 73, Fig. 10.

Es kommen auch weibliche Blüten vor, in denen das Andröceum verkümmert; vgl. Schulz (1888/90).

Stellaria graminea und Stellaria holostea

lassen in der Blütenentwicklung Abweichungen vom Normalen kaum erkennen. Die Petalprimordien sind unscheinbarer als bei Malachium, und die scharfe Furche zwischen ihnen und den zugehörigen Kronblättern tritt später auf. Das von der Fünf- auf Dreizahl reduzierte Gynäceum besteht gelegentlich aus vier Fruchtblättern. Sabransky (1910) gibt eine Stellaria graminea f. micropetala an, die durch Reduktion eingeschlechtig und kleinblütig geworden sei. Auch Schulz (l. c.) fand, daß die Blüten mit sterilem Andröceum kleiner sind als die normalen. Wichtig scheint die Beobachtung, daß oft nur die Terminalblüte und die Primanblüten der Dichasien normal, die späteren aber weiblich sind. Die Beobachtung, daß die ersten Blüten die kräftigsten sind, während später leicht Reduktionen eintreten, wurde auch an anderen Caryophyllaceen gemacht. Bei Stellaria holostea wird eine f. apetala angegeben (Hegi III), auch das Vorkommen kleinerer, weiblicher Blüten.

Stellaria media.

Die Blütenentwicklung verläuft durchaus typisch. Von den Blütenvariationen war im ersten Teil schon ausführlich die Rede. Fig. **7—16** zeigen außer dem Normaldiagramm 7 eine Reihe stark abweichender. Die Zahl der Kelchblätter schwankt zwischen vier und sechs. Im Fall der Vierzähligkeit stand das erste Kelchblattpaar median. Bei sechs Kelchblättern stand stets ein beiderseits deckendes vor der Achse, im übrigen herrschte aber keine Regel. Oft gab es rein absteigende Deckung wie in Fig. **9** und **10**, oft schien der Kelch aus zwei dreizähligen Wirteln zu bestehen, meist lag eine Spirale mit sechs ungleichen Sechsteln vor. Auffällig war es, wenn das sechste Blatt wieder vor das erste fiel, wie in Fig. **15**. Die verschiedenen Kelchformen üben auf die Kelchstaubblätter einen richtenden Einfluß aus. Letztere werden entweder auch vier- bzw. sechszählig oder sind im Fall der Minderzähligkeit den jüngeren Kelchblättern streng superponiert. Man erkennt daran, daß Kelchblatt und Kelchstaubblatt hier im Sinne Goebel's (1911) gepaart sind. Die gleiche Paarung besteht, wie nebenbei bemerkt sei, auch in den Petalsektoren. Kronblätter und Kronstaubblätter sind sehr genähert, streng superponiert und neigen zu gemeinsamem Schwinden. Hingegen greifen die Änderungen in den Zahlen der Kelchblätter nur selten auf die Petalsektoren über, wie Fig. **11** und **12** beweisen.

Die Zahl der ausgebildeten Kronblätter in normalen, pentameren Blüten pflegt zu schwanken, sobald die Pflanzen dem Zustand der Apetalie zuneigen. Auch bei den sogenannten apetalen Blüten werden alle Petala angelegt. Obwohl sehr viele Blüten untersucht wurden, konnte keine Norm gefunden werden, nach der gewisse Petala bei Abort persistieren oder vorangehen. Vielmehr finden sich regellos alle Hemmungsstadien. Anders bei den Kelchstamina. Hier bleiben im Fall der Minderzähligkeit die vor den jüngeren Kelchblättern stehen. Da es meist drei sind, stehen sie also vor Sep. 5, 4 und 3. Eichler (1875/78) gab eine Stellaria media mit trimerem Andröceum wieder, bei der die Staubblätter vor 5, 4 und 1 stehen. Das ist ein von mir nicht beobachteter, jedenfalls sehr seltener Fall. Daß gerade die genannten Staubblätter persistieren, stimmt überein mit der Tatsache, daß sie die höchsten und ersten sind. Einen Einfluß auf die Stellung der Petala üben die Staubblätter noch nachträglich aus. Da sie nämlich viel schneller wachsen und an basalem Umfang zunehmen als die Kronblätter, werden die Räume zwischen den Kronblättern ungleich. An den Stellen, wo oberhalb ein Staubblatt eingeschaltet ist, also vor

Sep. 5, 4 und 3, werden die Kronblätter auseinander gedrängt; dafür rücken sie vor Sep. 1 und 2 scheinbar näher zusammen. Noch in der fertigen Ausgestaltung der geöffneten Blüte ist diese Verschiebung der Kronblätter oft deutlich sichtbar und verleiht der Blüte ein etwas dorsiventrales Gepräge.

Bisweilen wurden Mitteldinge zwischen Staubblatt und Petalum beobachtet. An einer Blüte, die nur vier Kronblätter hatte, fand sich an der Stelle des fünften ein Gebilde, wie in Fig. 19 wiedergegeben. Im unteren Teile hatte es ein von Honigdrüsenhöckern flankiertes, typisches Filament. In der Höhe, wo bei einem normalen Staubblatt die Antheren gesessen hätten, gabelte sich das Gebilde in zwei ungleiche, weiße Lappen von ausgesprochenem Kronblattcharakter. An der Außenseite der Lappen war je ein länglicher Abschnitt von der roten Färbung, wie sie die fast reifen Antheren haben. Bei mikroskopischer Untersuchung fand sich, daß die roten Abschnitte Pollensäcke waren; die Verdickungen des Endotheciums waren deutlich zu sehen. In einem kürzeren Ast waren reife Pollenkörner, im anderen nicht. Die übrigen weißen Teile der Lappen waren petalartig gebaut, mit etwas papillöser Vorwölbung der Zellen usw.

Bei minderzähligem Andröceum finden sich zuweilen Rudimente der fehlenden Staubblätter in allen Stadien, vom einfachen Höcker bis zum großen Staminodium, bei dem nur der Pollen in den Antheren steril ist. In der Regel aber werden die fehlenden Staubblätter gar nicht angelegt, worin ein großer Unterschied gegenüber den stets angelegten, aber oft nicht weiterwachsenden Kronblättern besteht. Fig. 20 zeigt die Ansicht auf eine junge Blüte, die dem apetalen Steckling 143 angehörte. Man sieht über den Kelchblättern *s* alle fünf Kronblätter *p* angelegt, darüber nur die drei Kelchstaubblätter *st*; die Fruchtblätter sind noch nicht sichtbar. Andere Entwicklungsstadien sind in Fig. 21 bis 23 abgebildet.

Die Zahl der Fruchtblätter schwankt nach meinen Beobachtungen zwischen zwei und sieben, beträgt aber meist drei. Ihre Stellung wird in den kerkömmlichen Diagrammen richtig angegeben, ist aber nicht starr festgelegt. Eine Spitze des stumpfen Fruchtknoten-Dreiecks ist bald genau gegen Sep. 2, d. h. gegen die Achse hin gerichtet, bald schief dazu, bald mehr gegen Sep. 1 hin. Allgemein für alle Alsineen mit trimerem Gynäceum kann nur gesagt werden, daß die Fruchtblätter den beiden vor Sep. 5 und 4 stehenden — also höchsten und ersten — Staubblättern auszuweichen scheinen. Damit soll nicht behauptet werden, daß die Stellung der Karpelle durch die der Staubblätter bestimmt

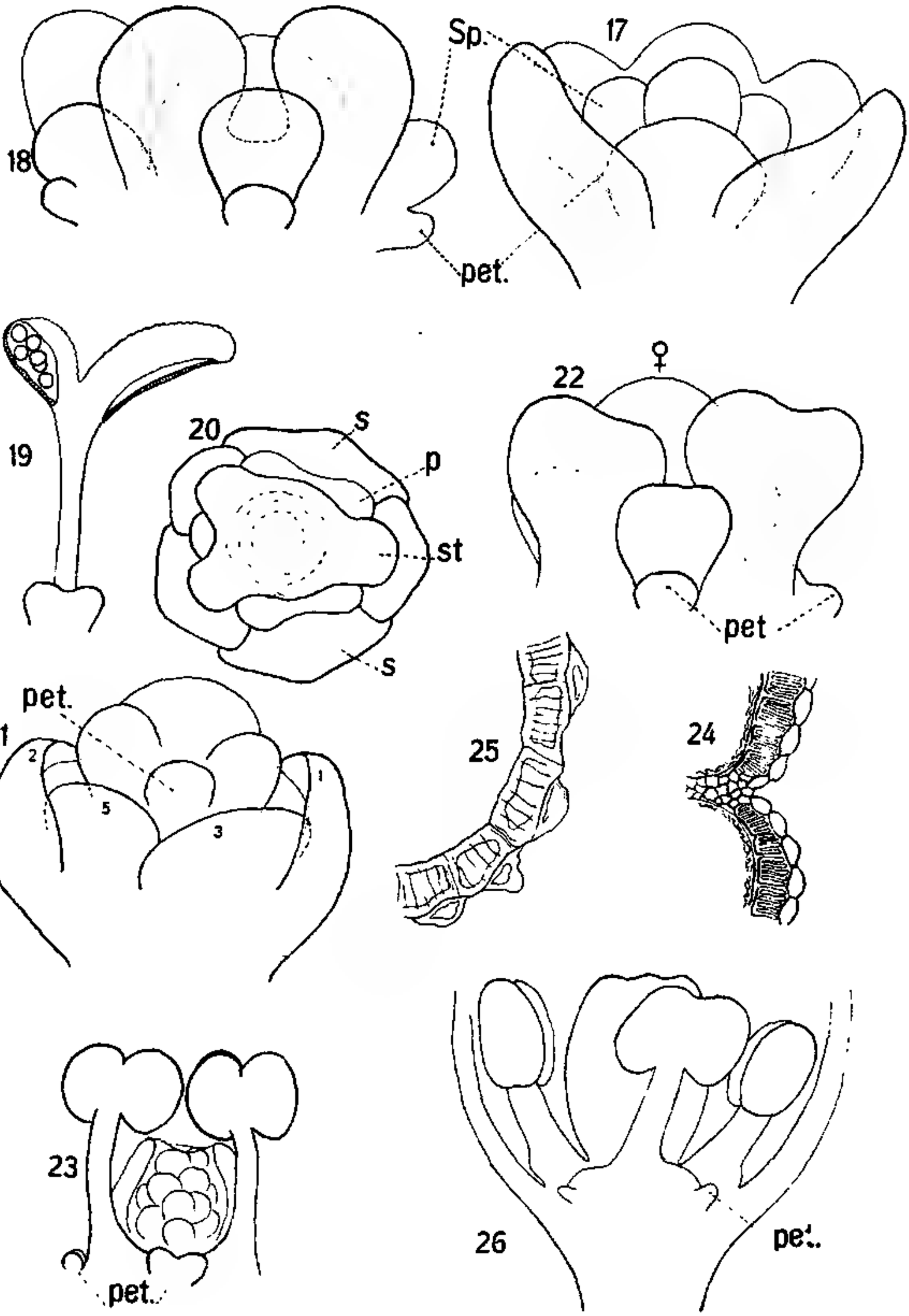


Fig. 17, 18. Malachium aquaticum. 19—25. Stellaria media; 19 Staubblattmißbildung; 20 junge Blüte von oben; 21—23 von der Seite; 24, 25 Querschnitte durch die Antherenwand. 26. Sagina apetala; *s* Kelchblatt, *p* Kronblatt, *st* Kelchstaubblatt, *Sp* Kronstaubblatt.

werde. Eher ist anzunehmen, daß die einen so wichtigen und zentralen Teil der Blüte bildenden Fruchtblätter schon vor ihrem sichtbaren Auftreten durch Momente stofflicher Natur, z. B. Nährstoffkonzentration, gewissermaßen ihren Platz belegen und die ihnen zunächst stehenden Staubblätter zum Ausweichen zwingen; dies sind aber die Stamina vor Sep. 5 und 4.

In die Kelchblattsektoren können die Fruchtblätter nicht einbezogen werden, da, wie die Diagramme 7–16 lehren, die Kelchblätter weder bei normaler, noch bei anormaler Zahl und Stellung auf die Fruchtblätter einen richtenden Einfluß haben.

Es muß hier kurz auf die Schilderung der Blütenentwicklung eingegangen werden, die Schumann (1890) für Stellaria media gab. Hiernach entstehen zuerst fünf Kelchblätter, dann keine Petala, dann je ein Staubblatt-Primordium vor Sep. 5 und 4, dann paarige Gebilde vor den drei übrigen Kelchblättern. Das Primordienpaar vor Sep. 3 sei ungleich groß, der größere Höcker werde zum dritten Staubblatt, den kleineren aber wie die vor Sep. 2 und 1 stehenden Primordienpaare verliere man aus den Augen, bis man merke, daß sie zu Kronblättern geworden sind . . . „nachdem einmal die ersten Kalotten vor Sep. 4 und 5 aufgetreten sind, können nach dem herrschenden Arrangement Blumenblätter nicht in Alternanz mit den Kelchblättern angelegt werden“ . . . „die Blumenblätter würden nur dann auftreten können, wenn durch eine radiale Dehnung im Blütenboden zwischen dem Kelche und dem Andröceum ein Raum für sie geschaffen würde“ . . . „die Blüten können auch nicht durch in der Vorstellung existierende Verschiebungen oder anderweitige Korrekturen auf das Caryophyllaceen-Diagramm zurückgeführt werden“. Die Behauptung, die Kronblätter entstünden ursprünglich episepal und nach den ersten Staubblättern, erregt gewiß Staunen. Offenbar hat Schumann eine normale Blüte mit trimerem Andröceum untersucht. Er übersah, daß die fünf Kronblätter unmittelbar nach den Kelchblättern und mit ihnen alternierend entstehen. Dies ist allerdings wegen der Kleinheit und Flachheit der Petalprimordien nicht leicht zu sehen, leichter bei Blüten der nächstverwandten Gattungen. Dagegen sah der genannte Autor richtig die absteigende Entwicklung des Andröceums, wenn er angibt, daß die Staubblätter vor Sep. 5 und 4 höher stehen und größer sind als das vor Sep. 3. Zu seinem Irrtum betreffs der Petalentstehung mag ihn auch die Tatsache verführt haben, daß der Blütenboden kein regelmäßiges Fünfeck darstellt, und daß, wie oben erwähnt, die drei Kelchstamina durch ihr schnelles Wachstum die Kronblätter etwas zur Seite drängen. Schu-

mann würde seinen Irrtum sofort selbst gemerkt haben, wenn er Blüten mit vier oder fünf Staubblättern untersucht hätte. Denn wie in diesen Fällen die Blütenentwicklung dem zitierten Schema folgen könne, ist nicht ersichtlich.

Weiter sei hier eine Beobachtung verzeichnet, die zwar mit dem Thema der Abhandlung nichts zu tun hat, aber dennoch Interesse verdient. Bei der Entwicklung der Antheren stellen die Zellen des Exotheciums zu einem gewissen Zeitpunkt das tangentiale Wachstum ein. Sie werden durch die mächtig wachsenden Zellen des Endotheciums mehr oder weniger voneinander getrennt (Fig. **24** und **25**) und namentlich gegen Ende hin so unansehnlich, daß es aussieht, als sei das Endothecium die äußerste Schicht. Vielleicht handelt es sich bei Struthanthus, wo Goebel (1911) getrennte Exotheciumzellen bemerkte, um einen gleichen Hergang der Entwicklung.

Cerastium.

Von dieser Gattung wurden Cerastium triviale und Cerastium arvense untersucht. Die Blütenentwicklung verläuft normal, den trefflichen Zeichnungen in Payer's Organogénie ist nichts hinzuzufügen. Schumann meint, aus Pl. 72, Fig. 9 entnehmen zu können, daß die jungen Karpelle epipetal gezeichnet seien. Ich kann das nicht finden. Tatsächlich stehen die Fruchtblätter, wie Schumann richtig angibt, über den Kelchblättern, also auch über den Kelchstaubblättern. Cerastium ist ein gutes Beispiel dafür, daß die Fruchtblätter sich nicht nach den Kontaktverhältnissen der vorausgehenden Staminalprimordien richten. Denn bei Cerastium liegen die oberen Ränder der Kronstaminalprimordien tiefer (vgl. auch Payer) als die der Kelchstaminalprimordien. Nach der Kontakttheorie müßten sich die Karpelle, wie z. B. bei Malachium, zwischen die Kelchstamina schieben: sie tun es aber nicht.

Der epipetale Staubblattkreis neigt zum Abort. Auch apetale Formen, rein tetramere Blüten und dreigliedrige Wirtel sind festgestellt worden (vgl. Hegi). Am veränderlichsten scheint Cerastium glomeratum zu sein, wo Kronblätter vorhanden seien oder fehlen, Kronstaubblätter fertil, oder steril oder ganz abwesend sein können. Formae apetalae werden von mehreren Arten unterschieden. Weibliche Blüten mit rudimentären Staubblättern sind kleiner als die zwittrigen. Daß es sich dabei um eine Reduktion handelt, sieht man auch daran, daß bei Cerastium brachypetalum weibliche Blüten meist auf solchen Stöcken vorkommen, deren übrige Blüten nur wenige Kelchstaubblätter

haben. Die Reduktion des Andröceums verläuft also, wie so oft, stufenweise.

Holosteum

verhält sich typisch, besonders in der Inkonstanz der Kronstaubblätter. Holosteum umbellatum mit seinem Schwanken zwischen Fünf- und Vierzahl und seinem meist trimeren Kelchstaubblattkreis erinnert in diesem Verhalten an Stellaria media. Auch tritt bei schlechter Beleuchtung Kleistogamie ein. Die Gattung

Moenchia

bietet keine hier interessierenden Momente. Über die Variabilität, fakultative Kleistogamie vgl. Hegi und Schulz.

Sagina.

Was die Blütenentwicklung betrifft, werden bei Sagina apetala die Kronblätter stets angelegt. Sie bleiben aber außer bei den ersten Blüten auf dem Primordialstadium stehen und verhalten sich oft innerhalb derselben Blüte ungleich (Fig. **26**). Beim Vergleich der in Fig. **27** bis **31** abgebildeten empirischen Diagramme von Sagina subulata zeigt sich bei 28 sehr deutlich, wie die Glieder zusammen gehören. Vor vier großen Kelchblättern stehen vier Kelchstamina. Einem fünften, kleinen, Kelchblatt-ähnlichen Gebilde ist eine drüsenartige Erhebung an der Fruchtknotenbasis, wie sie für Kelchstaubblätter charakteristisch ist, opponiert. Nach den fünf normalen, aber unsymmetrisch verteilten Kronblättern richten sich alsdann fünf Kronstaubblätter. Bei **31** ist eins der Kronblätter doppelt so groß und breit wie die anderen. Ihm stehen zwei sehr genäherte Staubblätter gegenüber. Celakovsky hätte dieses Zusammenrücken als Vorstufe zu einem kollateralen Dédoublement mit negativem Charakter aufgefaßt. Auch bei solchen Formen, die gewöhnlich nur Kelchstaubblätter haben, treten gelegentlich, besonders gern in kräftigen Primanblüten, Kronstaubblätter bzw. -staminodien auf. Fig. **32** und **33** zeigen Diagramme von Sagina apetala. In Fig. **32** sind epipetale Glieder aufgetreten. Die Fruchtblätter stehen epipetal. Das Öffnen der Blüten ist bei vielen Arten von heller Beleuchtung abhängig.

Alsine.

Die Blütenentwicklung verläuft normal. An Alsina setacea ist die absteigende Spirale der Kelchstaubblätter sehr gut zu beobachten.

Die Zeit- und Höhenunterschiede wurden hier am größten befunden. Kronblätter und Kronstaubblätter neigen auch in dieser Gattung stark zum Abort. Die Blüten schwanken zwischen Fünf- und Vierzähligkeit, das Gynäceum kann bis auf Zweizahl heruntergehen. Alsina verna (und gewiß manche andere Arten auch) wird bei schlechter Beleuchtung kleistogam und bildet bisweilen kleinere, weibliche Blüten, deren Staubblätter mehr oder weniger reduziert sind. Von Interesse ist die Beobachtung Schulz' (l. c.), daß weibliche Blüten wohl auf solchen Individuen vorkommen, deren übrige Blüten ein auf die Fünfzahl reduziertes Andröceum haben, nicht aber auf solchen, die im übrigen alle zehn Staubblätter besitzen. Schulz knüpft daran die Bemerkung, daß Pflanzen mit A_0 und A_{10} wohl ebenfalls vorkommen müßten. Diese Vermutung dürfte kaum zutreffen, denn es handelt sich nicht um beliebige Kombination verschiedener Blütentypen, sondern um fortschreitende Reduktionsstufen. Es ist unwahrscheinlich, daß eine Pflanze, deren meiste Blüten alle zehn Staubblätter normal ausgebildet enthalten, gleichzeitig Blüten hervorbringen kann, die alle zehn Staubblätter reduziert haben. Faßt man, wie nach den Experimenten nicht zweifelhaft sein kann, die Reduktionsstufen als sichtbare Begleiterscheinung von Ernährungszuständen, so müßte eine Pflanze mit A_0 und A_{10} gerade die beiden Extreme in sich tragen. Viel erklärlicher und mit den Beobachtungen übereinstimmend ist es dagegen, wenn Pflanzen, deren Blüten an sich schon ein mehr oder weniger reduziertes Andröceum haben, gelegentlich und besonders in oberen Teilen weibliche Blüten mit total reduziertem Andröceum hervorbringen: vgl. auch Fisch (1899).

Moehringia

weicht vom Typus nicht ab. Einige Diagramme der stark variablen Blüte von Moehringia trinervia zeigen Fig. **34—40**. Bei der vierzähligen Blüte 37 stehen die Fruchtblätter ungefähr epipetal. Über die Gattungen

Merckia, Dolophragma und Lepirodiclis

ist in diesem Zusammenhange nichts Neues oder Abweichendes zu berichten. Die Gattung

Arenaria

sei nur der Vollständigkeit halber erwähnt. Ihre an Arenaria serpyllifolia studierte Blütenentwicklung weicht in keiner Beziehung vom Normalen ab. Die Kronstamina neigen zum Abort (Arenaria

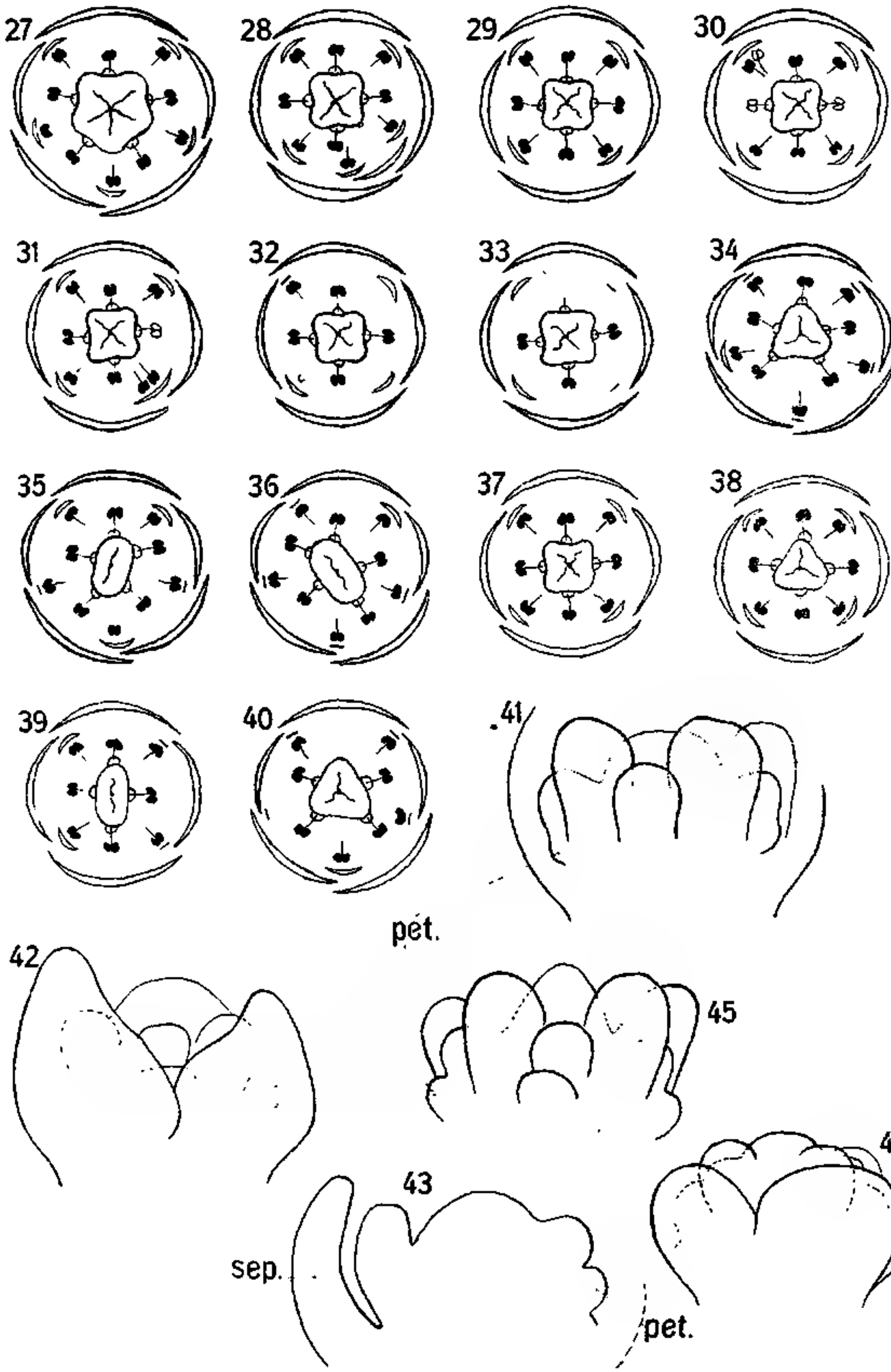


Fig. 27—31. Sagina subulata. 32, 33. S. apetala. 34—40. Mochringia trinervia. 41. Silene venosa. 42, 43. Viscaria oculata (43 Mediane). 44. 45. Melandryum album ♂.

serpyllifolia, Arenaria biflora u. a.), kleinere, weibliche Blüten finden sich (Schulz, l. c.) auf solchen Pflanzen, bei denen das Andröceum schon bis zu einem gewissen Grade reduziert ist. Die Fruchtblattzahl schwankt zwischen fünf und zwei, beträgt aber meistens drei.

Silene.

Die Blüten von Silene venosa (Fig. 41) wurden als obdiplostemon befunden. Damit stimmen überein die Angaben von Rohrbach (1868), welcher sagt, daß der äußere (Kelchstaubblatt-) Kreis, obwohl der ältere, doch scheinbar mehr nach innen stehe, und daß die Filamentbasis der fünf inneren (Kron-) Stamina sehr frühzeitig mit dem Nagel der Blumenblätter verwachse. Indessen scheint hier, wie bei bei den nächst verwandten Gattungen, keine sehr ausgeprägte Opdiplostemonie zu herrschen. Vielmehr gehören diese zu den Formen, von denen Celakovsky sagte (1894), daß ihr epipetaler Staminalkreis weder höher noch tiefer, sondern in gleicher Höhe wie der episepale stehe.

Die Fruchtblattstellung der isomeren Silene-Arten ist episepal nach Rohrbach (l. c.) und Schumann (1889), epipetal nach Hegi (III.), und in Wirklichkeit nicht starr festgelegt (vgl. Lychnis). Auch die Zahl schwankt zwischen fünf und drei, Silene chloraefolia hat nach Rohrbach sogar nur zwei Fruchtblätter. Daß auch bei dieser, von Rohrbach als Mittel- und Ausgangspunkt seiner Silenaceen bezeichneten Gattung die typischen Reduktionstendenzen aller Caryophyllaceen vorhanden sind, beweist das Vorkommen einer Silene cretica subsp. annulata (Thoré) Hayek mit kleinen, bisweilen fehlenden Kronblättern (Hegi). Häufig vorkommende, eingeschlechtige Blüten tragen nach Schulz noch die Rudimente des fehlenden Geschlechts und sind kleiner als die zwitterigen.

Viscaria.

Bei der untersuchten Viscaria oculata f. nana compacta entstehen die Blütenkreise in normaler Reihenfolge. Baillon (1887) zeichnet in seinem Diagramm den Kronstaubblattkreis als den äußersten. Nun sind aber (Fig. **42, 43**) ausnahmsweise bei dieser Gattung die Primordien der Kronstamina etwas höher inseriert als die der Kelchstamina. Sie sind auch schon vom ersten Auftreten an von den zugehörigen Kronblättern durch einen deutlichen Sattel getrennt und bilden mit ihnen nicht den typischen, länglichen Höcker, wie er sonst stets gefunden und von Cerastium (Fig. **3—6**) abgebildet wurde. Man sieht, daß auch in diesem Punkte kein allgemeines Schema gilt.

Die zwischen 5- und 3-Zahl schwankenden Fruchtblätter stehen im Fall der 5-Zähligkeit episepal. Viscaria vulgaris reduziert bisweilen das Andröceum (Schulz) und bildet sogar weibliche und männliche Blüten, die kleiner sind als die zwitterigen.

Melandryum.

Die Blüten sind obdiplostemon. Schwach, aber doch deutlich ist die Obdiplostemonie bei den männlichen Blüten (Fig. **44** und **45**), wo die Verkümmerung des Fruchtknotens den Kronstaubblättern ein ungehindertes Wachstum erlaubt. Bei den weiblichen Blüten vollends (Fig. **46**) sind die Rudimente der Kronstamina tiefer hinuntergedrückt. Ihre Primordien bedecken eine vielfach kleinere Fläche am Vegetationskegel als die der Kelchstaubblätter. Ihr unterer Rand liegt zwar etwas höher als derjenige der Kelchstaubblätter, aber der obere Rand liegt viel tiefer. Schumann (1889) meinte, daß die Glieder des episepalen Kreises als Kontakthöcker für den Vegetationskegel fungieren, wenn dieser die Fruchtblätter anlegt. Die Stellung der letzteren müsse also episepal werden. Es ist jedoch gerade bei den weiblichen Blüten wahrscheinlich, daß die mächtig bevorzugten Fruchtblätter lokal längst fixiert sind, bevor die schwächlichen und spät erscheinenden Kronstaminodien auftreten. Übrigens findet sich zwischen diesen und den Karpellen ein — für Blütenbodenverhältnisse — sehr großer Zwischenraum, so daß von räumlichem Kontakt keine Rede sein kann. Das von Baillon (l. c.) gegebene Diagramm ist demgemäß zu berichtigen. Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen fünf und drei.

Cucubalus

zeigt keine Abweichungen vom Typus. Die Zahl der Fruchtblätter scheint mit großer Regelmäßigkeit auf drei beschränkt zu sein.

Heliosperma

verhält sich in seiner Blütenentwicklung durchaus normal. Die Obdiplostemonie ist schwach ausgeprägt. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt in der Regel drei, seltener fünf.

Lychnis.

Die Blütenentwicklung bietet nichts Neues. Es herrscht schwach ausgeprägte Obdiplostemonie wie bei Silene. Die Fruchtblätter stehen nach Schumann (1889) über den Kelchblättern. Nach meinen Untersuchungen an Lychnis flos cuculi ist die Insertion aber nicht

immer streng episepal. In manchen Blüten schieben sich die etwas vorspringenden Fruchtblattnähte zwischen zwei Staubblättern ein, so daß dann weder episepale noch epipetale Stellung herauskommt (Fig. 47). Die Fig. 48 gibt die Aufsicht auf eine junge Blüte, bei der die Fruchtblätter fast genau über den Kronblättern stehen. Offenbar besteht auch hier Variabilität innerhalb der Art.

Agrostemma

kann wegen Fehlens von Abweichungen übergangen werden. Es sei nur erwähnt, daß eine Agrostemma githago f. nicaeensis auf Helgoland vorkommt, deren mit kleiner Platte versehene Kronblätter nur ein Drittel so lang sind als die Kelchblätter. Offenbar handelt es sich um Reduktion.

Uebelinia.

Leider stand diese interessante Gattung nicht zur Verfügung. Allerdings hätte die Untersuchung der Blütenentwicklung kaum neue Gesichtspunkte liefern können. Es sind nur fünf Staubblätter vorhanden, ob die alternisepalen, wie Baillon (1887) angibt, ist zweifelhaft. Die Kronblätter sind im Kelch versteckt, schmal und ungestielt, die Zahl der Samenanlagen ist klein (Pax 1889). Das bei den anderen Lychnideen relativ große Mittelsäulchen im Gynäceum ist hier sehr klein, wie Rohrbach (1868) angibt. Damit ist der Unterschied vom Lychnideentypus umschrieben und zugleich bewiesen, daß die Reduktionen die für die Caryophyllaceen charakteristische Richtung auch bei dieser Gattung einhalten.

Saponaria.

Fig. 49 und 50 zeigen zwei wichtige Stadien der Blütenentwicklung von Saponaria ocymoides. Noch in Fig. 49 bilden Kronblätter und zugehörige Staubblätter einen länglichen, in der Mitte kaum gesattelten Höcker. Man könnte versucht sein, hier von Dédoublement zu reden, wenn nicht der untere Teil des Höckers, das Petalum, so viel früher entstünde und schon deutlich differenziert wäre zu einer Zeit, wo im Zellgewebe oberhalb davon noch keine Anstalten zu Kronstaubblättern gemacht werden. Lediglich der Umstand, daß das Staubblatt so dicht oberhalb des Petalums entsteht, bewirkt das Unterbleiben jeglicher Lücke oder Einsattelung. Also nicht Dédoublement, sondern innige Paarung. In Fig. 50 ist die starke Deckung bemerkenswert, die das Kronstaubblatt im Vordergrund über die beiderseitigen Kelchstaubblätter innehat. Die Zahl der Fruchtblätter beträgt meist zwei,

selten drei. Auf einer Pflanze finden sich zuweilen alle Reduktionsstufen des Andröceums bis zu rein weiblichen Blüten (vgl. Schulz).

Gypsophila.

Die auf die Zweizahl reduzierten Fruchtblätter sind bei Gypsophila repens und Gypsophila Margini in ihrer Lage nicht starr festgelegt. Die Längsachse des jungen Fruchtknotens trifft meist Kelchblatt 2, aber auch Kelchblatt 1. Auch dreizählige Fruchtknoten kommen vor. Die Kronstaubblätter stehen scheinbar auf gleicher Höhe wie die Kelchstaubblätter, doch wird auf ganz jungen Stadien die schwache Obdiplostemonie deutlich. Die Staubblätter sind selten vollzählig. Fortschreitende Reduktion führt bis zu weiblichen Blüten, die noch Staminalrudimente besitzen und kleiner sind als die zwittrigen.

Acanthophyllum.

Bei Acanthophyllum glandulosum sind die zehn Staubblätter am Grunde zu einem ziemlich hohen Ring verwachsen. In den Winkeln, wo die einzelnen Filamente zusammenstoßen, finden sich zahlreiche, etwas silberglänzende Zellen, die man nach ihrer Form als Spaltöffnungen ansprechen möchte. Acanthophyllum Tournefortii neigt dazu, immer drei Blüten in der Art zusammenzustellen, wie es bei Queria und den Pterantheen Regel ist. Die Blütenentwicklung weicht nicht von der Regel ab.

Tunica und Vaccaria

verhalten sich ganz gleichartig. Das Andröceum ist selten vollständig. Auch

Dianthus

hat eine normale Blütenentwicklung. Bei Dianthus plumosus stehen die Primordien der Kronstamina verhältnismäßig hoch und sind von den Kronblättern frühzeitig abgesetzt. Erwähnt sei, daß Dianthus silvester eine var. micropetalus mit kleinen Blüten besitzt (Hegi). Diese Pflanze ist xerophil gebaut. Gemäß den Ergebnissen unserer Experimente (Teil I) können wir schließen, daß die Petalreduktion mit der Anpassung an ungünstige, trockene Standorte Hand in Hand ging. Das ist ein Indicium mehr dafür, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm, deren Petalsektor unscheinbar oder ganz abwesend ist, und die fast durchweg xerophil sind, Reduktionsstufen darstellen. Reduktion des Andröceums, verbunden mit Kleinerwerden der weiblichen Blüten, wurde von Schulz bei vielen Arten beobachtet.

Velezia.

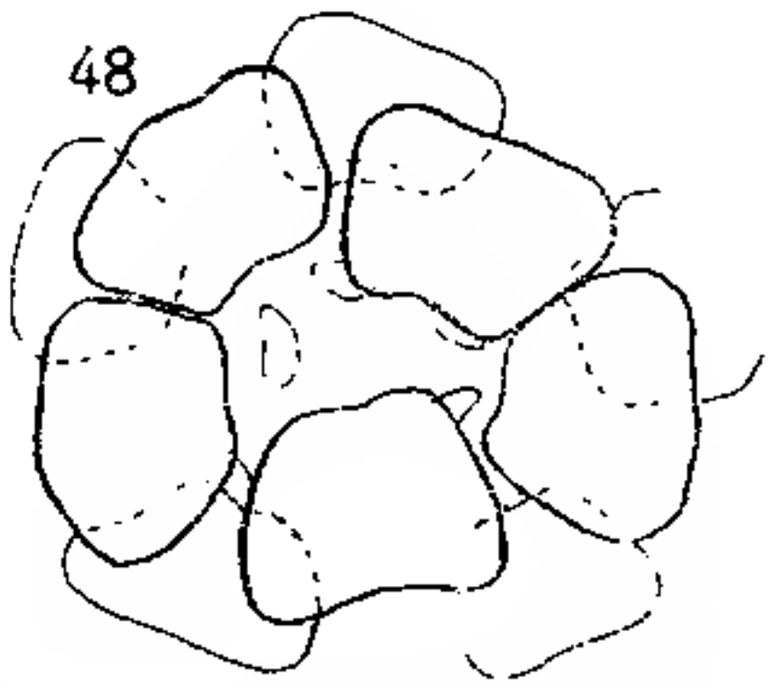
Für diese Gattung wird von Eichler ein fünfzähliges, von Pax ein zehn- oder fünfzähliges Andröceum angegeben. Bei der von mir näher untersuchten Velezia rigida fanden sich meist nur fünf Stamina vor den Kelchblättern, oft aber außerdem ein oder mehrere Kronstamina. Blüten mit zehn Staubblättern waren nicht zu beobachten. Die Blütenentwicklung verläuft normal. Wo Kronstaubblätter ausgefallen sind, sind die betreffenden Kronblätter vom Fruchtknoten durch den typischen, breiten Wulst getrennt. Fig. **51** gibt das häufig beobachtete Diagramm einer Blüte von der Formel $K_5C_5A_{5+1}G\underline{(2)}$. Die in den zwei Fruchtblättern eingeschlossenen, nicht sehr zahlreichen Samenanlagen bevorzugen keine bestimmte Mikropylenrichtung, wie aus Fig. **52** hervorgeht.

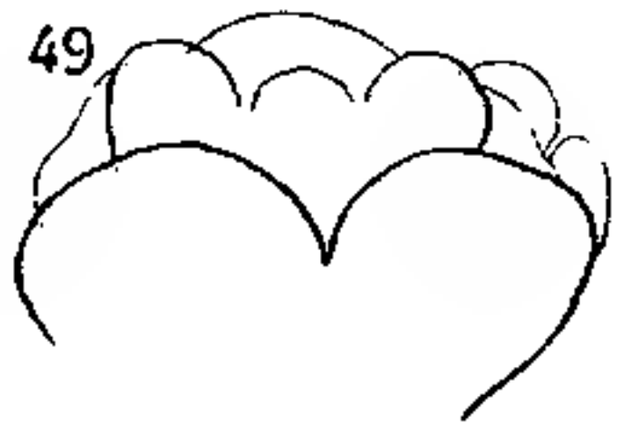
Drypis.

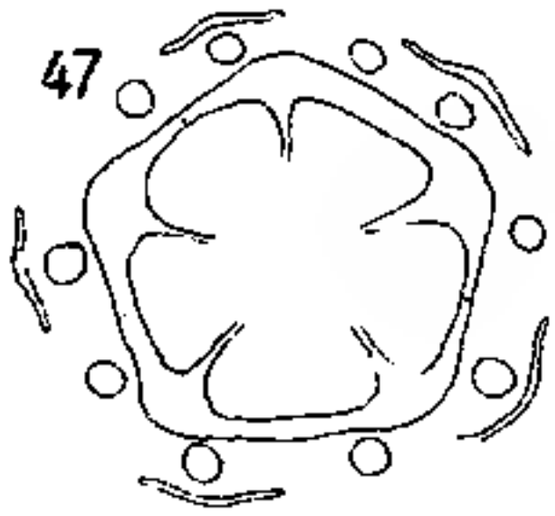
Die von Payer gegebene Blütenentwicklung bei Drypis spinosa ist in allen Punkten zu bestätigen. An dem auffällig breiten und niedrigen Blütenboden ist von Kronstaubblättern nichts zu sehen. Ferner sind nur drei Fruchtblätter vorhanden, und nur zwei Samenanlagen, von denen meist nur eine zur vollen Reife gelangt. Es sei noch hingewiesen auf die von Payer abgebildete (Pl. 71, Fig. 21) und beschriebene, eigentümliche Auflösung der Scheidewände im Fruchtknoten. Die Wände werden nicht ganz resorbiert, sondern teilen sich der Länge nach in zwei Teile: einer verläuft wie eine Naht an der Innenwand des Fruchtknotens, der andere „parcourt le centre de l'ovaire de la base au sommet sous la forme d'un filament plus ou moins ténu". Ein gleiches Verhalten der Scheidewände ist unten für Buffonia und Queria beschrieben. Den offenbaren Reduktionen im Andröceum und Gynäceum entsprechend ist die zentrale Erhebung im Fruchtknoten, die bei den Nachbargattungen noch recht ansehnlich ist, bei Drypis sehr klein; vgl. Rohrbach (1868).

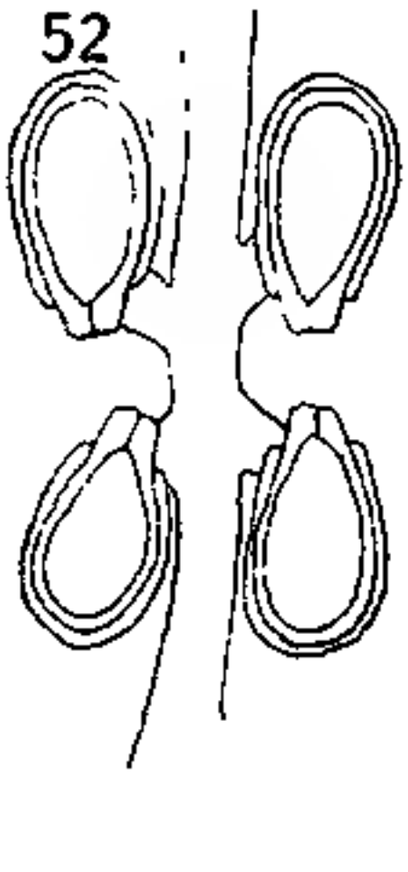
Spergula.

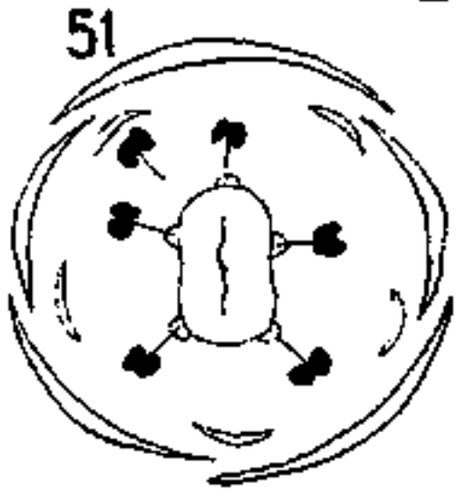
Die untersuchte Spergula arvensis verhält sich in der Entwicklung ihrer Blüte ganz wie eine Alsinee. Die Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina und neigen zum Schwinden. Manchmal ist nur eins vorhanden (Fig. **53**). Die fünf Fruchtblätter fallen über die Kronblätter. Schulz fand, daß die Blüten mit Schwinden des Androceums kleiner werden und bei trübem Wetter geschlossen bleiben. Spergula vernalis ähnelt Stellaria media darin, daß gewöhnlich

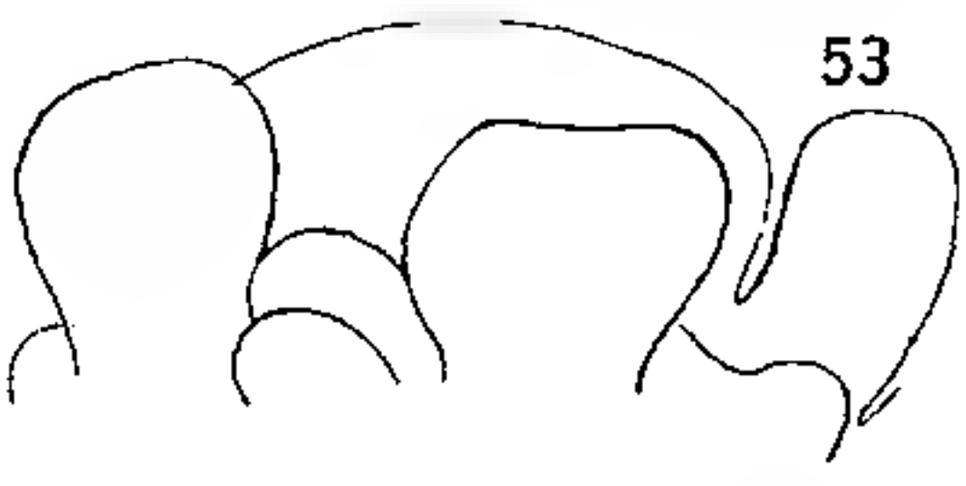


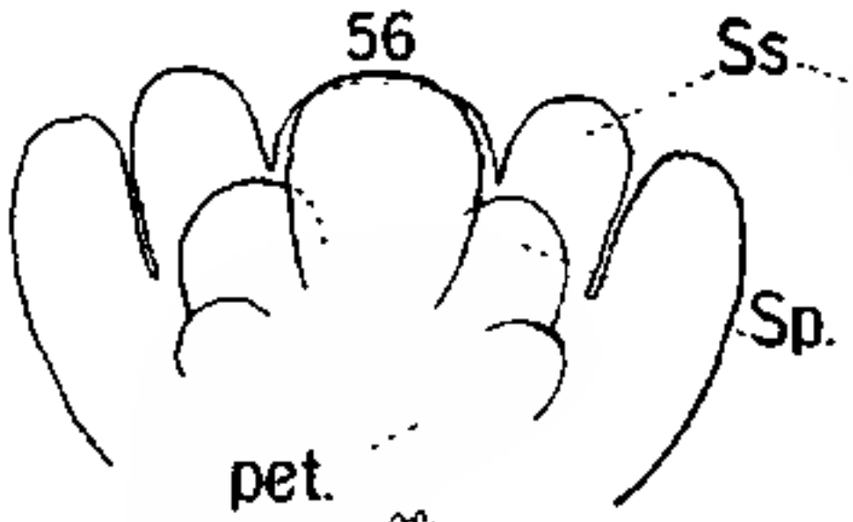


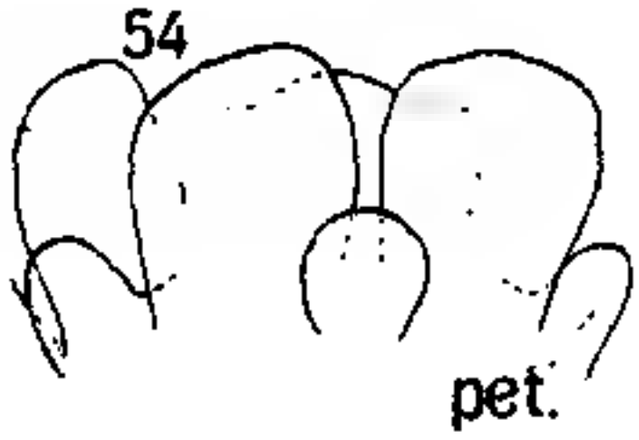


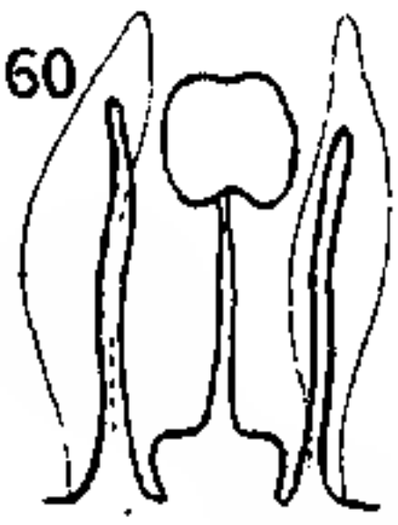












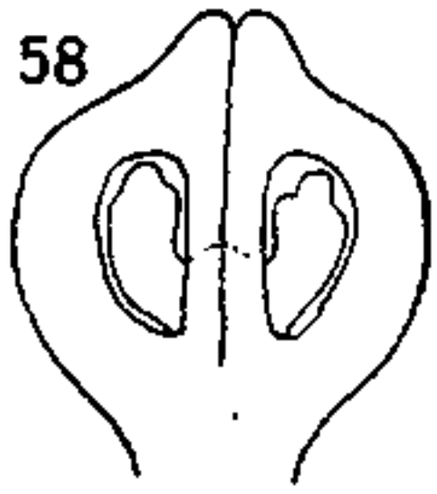


Fig. 46. Melandryum album ♀. 47—48. Lychnis flos cuculi (47 Blütenquerschnitt, 48 Sporophylle von oben). 49, 50. Saponaria ocymoides. 51, 52. Velezia rigida. 53. Spergula arvensis. 54. Telephium imperati. 55. Brachystemma calycinum. 56, 57. Buffonia enervis. 58, 59. Buffonia macrosperma. 60. Queria hispanica; *Ss* Kelchstaubblatt, *Sp* Kronstaubblatt.

nur drei Kelchstaubblätter und ein bis zwei Kronstaubblätter vorhanden sind.

Genau so verhält sich die Gattung

Spergularia,

nur daß die Zahl der Fruchtblätter meist drei beträgt. Bei

Telephium

(imperati) konnten epipetale Blütenglieder überhaupt nicht bemerkt werden (vgl. Fig. 54). Die Zahl der Fruchtblätter schwankt zwischen drei und vier.

Brachystemma.

Das untersuchte Brachystemma calycinum verhält sich in Zahl, Reihenfolge und Insertionshöhe der Blütenteile wie eine echte Alsinee. Fig. 55 gibt das aufschlußreichste Stadium wieder. Fruchtblätter sind in Zweizahl vorhanden, in jedem Fruchtknotenfach zwei Samenanlagen, von denen normal nur eine zur Reife kommt. Die Kelchblätter sind viel länger als die Kronblätter, vor letzteren fünf Staminodien.

Buffonia.

Fig. 56 zeigt eine junge, vierzählige Blüte von Buffonia enervis, deren Entwicklung bis auf die des Fruchtknotens von normaler Alsineen-Entwicklung nicht verschieden ist. Man sieht sehr deutlich, wie die Primordien der Kronstaubblätter *Sp* viel tiefer inseriert sind als die der Kelchstaubblätter *Ss*. In Fig. 57 ist die Ansicht so genommen, daß zwei Petalsektoren im Profil getroffen wurden. Die Kelchblätter sind nicht mitgezeichnet. Von Kelchstaubblättern steht nur eins links vorn. Im Vordergrund ein Kronstaubblatt, unter ihm die schlecht sichtbare Vorwölbung des zugehörigen Kronblattes. Buffonia macrosperma hat normal keine Kronstaubblätter, bisweilen aber entwickeln sich ziemlich verspätet ein oder mehrere Kronstaminodien. Interesse beansprucht die Entwicklung des Fruchtknotens, die an Buffonia macrosperma am besten zu verfolgen ist. Wenn die zwei Fruchtblätter nach Caryophyllaceen-Art die zentrale Erhebung der Blütenachse überwachsen haben, mit den Rändern daran hinauflaufend, findet man in jedem der so gebildeten Fächer eine Samenanlage. Fig. 58 zeigt einen nicht ganz medianen Längsschnitt durch beide Fruchtblätter. Die total umwachsene Kuppe der Blütenachse ist punktiert angedeutet. In einem späteren Stadium werden die Scheidewände teilweise aufgelöst, indem ähnlich wie bei Drypis der mittlere Teil einer jeden

Wand verschwindet. Der etwas dickere, plazentartige Rand bleibt bestehen und durchzieht, mehrfach gewunden und von den Samenanlagen beiseite gedrückt, den Fruchtknoten von unten nach oben (Fig. 59). Von den beiden Samenanlagen kommt normal nur eine zur völligen Reife. Die zweite wird wohl befruchtet und wächst bis zu gewisser Größe heran, die Samenschale färbt sich braun, dann aber bleibt das Wachstum stehen. Rudimente weiterer Samenanlagen wurden nicht beobachtet.

Queria.

Es sei kurz erwähnt, was bei Bentham and Hooker (1862/67) über die Blüte steht: „Sepala 5, petala vera 0, staminodia linearia, integra, brevia, sepalis opposita, rarius 0, stamina 10 . . . Flores glumerolum sessiles, centrales perfecti, laterales solitarii ad sepala 2 bracteaeformia reducti, vel 3. centrali massulo." Nach dieser Charakteristik, die in alle späteren Beschreibungen der Gattung übergegangen ist, läge eine erhebliche Abweichung vom Alsineen-Typus vor. Dies ist in Wirklichkeit nicht der Fall. Nach meinen Untersuchungen an Queria hispanica werden erst fünf Kelchblätter angelegt, dann fünf Kronblätter, die anfangs klein bleiben, später zu langen, schmal spatelförmigen Gebilden auswachsen. Da die Kelchblätter sehr weit übereinander greifen, hat es öfter den Anschein, als ständen diese Gebilde nicht zwischen, sondern teilweise vor den Kelchblättern. Es ist dies der gleiche, trügerische Augenschein, der z. B. Schumann bewog, die Kronblätter der Stellaria als ursprünglich episepale Glieder anzunehmen. Präpariert man die Kelchblätter der Queria ab, so sieht man, daß vor ihrer Mitte nur die Kelchstamina stehen. Auf jungen Stadien ist das noch viel deutlicher. Die Kronblätter verhalten sich auch insofern typisch, als sie zwar stets angelegt werden, später aber oft Hemmungen erfahren. Solche halberwachsene, längliche Petalrudimente können wie linealische, gestutzte Schuppen aussehen (Pax, l. c.), und, wenn man die Genese nicht verfolgt, für Staminodien oder „Squamulae" gehalten werden. Nach den Kronblättern erscheinen die Kelchstamina, hierauf die Kronstamina. Im ganzen neigt das Andröceum stark zur Reduktion. Es finden sich ganz, halb und gar nicht fertile Staubblätter in allen Verkümmerungsstadien. An ihrer Basis sind die Staubblätter durch einen niedrigen Ring verbunden, der sich an den Flanken der Kelchstaubblatt-Filamente zu den typischen zwei Honigdrüsen erhebt. Auch kommt es vor, daß vor einem Kelchblatt zwei Staubblätter stehen. Fig. 60 zeigt ein Stück Staminalring, von der Blütenmitte gesehen. Zwischen zwei Kronstaminodien und zugehörigen Kronblättern steht ein Kelchstaubblatt.

Der Fruchtknoten besteht aus drei Fruchtblättern, hat aber nur eine einzige Samenanlage. Bei Auflösung der drei Scheidewände bleiben drei zentrale, gebogene Stränge übrig, die den Fruchtknoten von unten nach oben frei durchziehen, ähnlich wie das bei Buffonia macrosperma ausführlich geschildert ist, und wie es Payer für Drypis zeichnet. Lägen über die Blütenbiologie der Gattung so umfassende Beobachtungen vor, wie sie Schulz für viele der einheimischen Caryophyllaceen gibt, so würde sich jedenfalls eine noch größere Variabilität erweisen, als sich an Herbarmaterial studieren läßt.

Schiedea.

Pax (l.c.) gibt für diese Gattung die Blütenformel $K_5 C_0 A_{5+5} G_{3-4-5}$ an. Bei Bentham and Hooker findet man die Bemerkung „petala vel staminodia sepalis opposita". An dem mir vom k. k. Hofmuseum in Wien zur Verfügung gestellten Herbarmaterial ward folgender Sachverhalt festgestellt: Nach den fünf Kelchblättern werden keinerlei Petalhöcker sichtbar, vielmehr sogleich fünf Kelchstaubblätter, sodann etwas unterhalb der letzteren fünf Kronstaubblätter. Hierauf folgen die Fruchtblätter. Sind alle Organe einigermaßen differenziert, so bietet sich ein Bild der Sporophylle wie in Fig. **61**. Man erkennt die kleineren, weiter außen stehenden, deckenden Kronstaubblätter, an deren Basis von Petalrudimenten nichts zu sehen ist. Etwas später zeigen sich am Fuße der Kelchstaubblätter die beiden typischen Drüsenhöcker der Alsineen. Diese Höcker stehen ziemlich weit nach außen vor. Bald bildet sich eine kleine ovale Grube, deren Ränder rasch heranwachsen. An den Flanken, den primären Höckern entsprechend, ist das Wachstum gefördert, so daß ein zweizipfliger Sack entsteht (Fig. **62—64**), der später oben schlank, unten bauchig wird. Das Ganze steht zwischen Kelchblatt und Kelchstaubblatt. Diese auf den Sandwichinseln einheimische Alsinee hat es also zu einer hohen Ausbildung der Drüsen gebracht, und es wäre interessant, die zweifellos bestehenden Beziehungen zum Insektenbesuch zu kennen. Fig. **65** zeigt zwei Kelchblätter einer aufgeklappten, des Fruchtknotens beraubten Blüte von Schiedea Oahnensis. Vor den Kelchblättern die vasenartigen Drüsen, vor diesen wiederum die Kelchstaubblätter. Die Reduktion der Petalsektoren geht bei dieser Gattung noch einen Schritt weiter. Die sonst fertilen Kronstamina bleiben Staminodien. Die Pax'sche Blütenformel ist also richtig, das Normaldiagramm der Gattung ist in Fig. **66** gezeichnet. Die angeführte Bemerkung von Bentham and Hooker ist

dagegen nicht richtig. — In den meist drei Fruchtblättern wurden ungefähr 20 Samenanlagen gezählt.

Alsinodendron.

Für diese Gattung wird von Pax (l. c.) die Formel $K_4C_0A_{5+5}G_{4-7}$ angegeben. Nachprüfung an ausgewachsenen Blüten ergab die Richtigkeit dieser Angabe. Petalreste waren nicht zu sehen. Die zehn Staubblätter standen, scheinbar ganz gleichwertig, auf einem niedrigen Ringe. Der Fruchtknoten enthielt sehr zahlreiche Samenanlagen. Leider war das Herbarmaterial arm an jungen Blüten. An den untersuchten fanden sich nirgends Petalprimordien. Für junge Stadien kann die Fig. **61** (Schiedea) ohne Abänderung gelten. Es sei darauf hingewiesen, wie nahe am Fruchtknoten diese alternisepalen Staubblätter entstehen. Man könnte schon darin ihre Staminalnatur erkennen. Die Petalrudimente vieler anderer Gattungen, bisweilen als Staminodien bezeichnet, sind stets vom Fruchtknoten durch eine relativ breite, leere Zone getrennt. Bei Schiedea und Alsinodendron ist also vom alternisepalen Sektor das Stamen erhalten, das Petalum geschwunden, wie bei Scleranthus. Wie die pentameren Staubblattkreise in den tetrameren Kelch gestellt sind, konnte nicht festgestellt werden. Es wird daher von der Aufstellung eines Diagramms vorerst abgesehen.

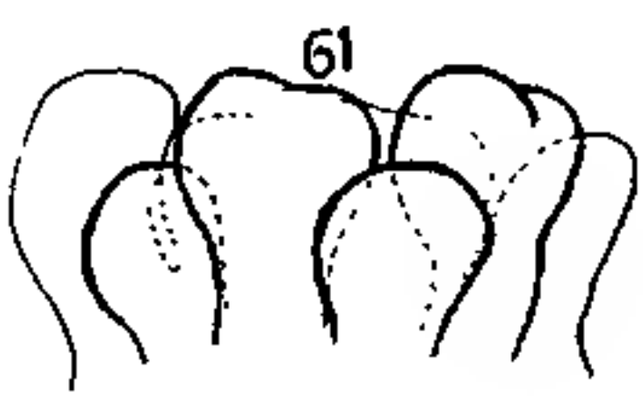
Scleranthus.

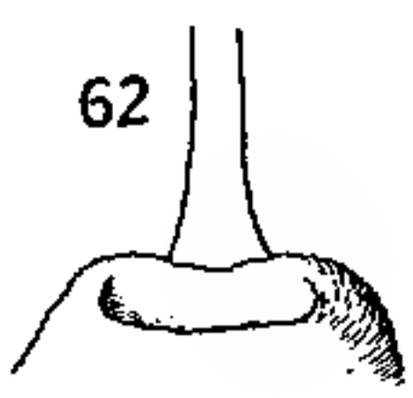
Die Blütenentwicklung dieser vielumstrittenen Gattung wurde an Scleranthus annuus, perennis, ruscinonensis, tabernaemontani, uncinatus, tenellus und pungens studiert. Es sei mit dem auch von Payer behandelten Scleranthus annuus begonnen.

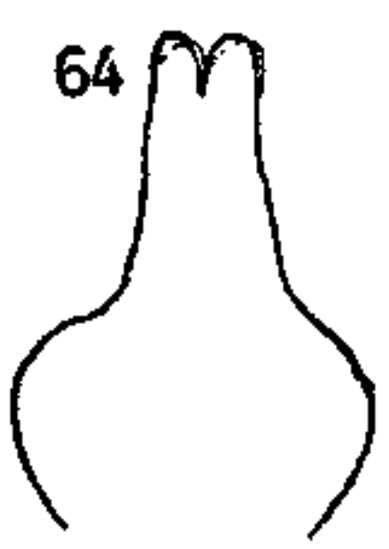
Die Anlegung der fünf Kelchblätter erfolgt normal. Kelchblatt 1 fällt schräg nach vorn, und zwar auf die vom geförderten Achselsproß abgewendete Seite. Die Einengung zwischen dem Tragblatt und den fertilen Vorblättern gibt auch hier der jeweiligen Achse die Form eines gleichschenkeligen Dreiecks, dessen Spitze der Achse zugekehrt ist. Über die Spitze des Dreiecks fällt späterhin Kelchblatt 2, Kelchblatt 1 und 3 teilen sich in die Basis. Verbindet man die einander subordinierten, geförderten Achselsproßblüten, so erhält man wieder die typische, von der Hauptachse fliehende Zickzacklinie. Hiermit ist nicht zu verwechseln, daß die Insertionsfolge der von der Hauptachse nach einander abzweigenden, fertilen Seitenzweige die Achse in $^1/_4$-Spirale umläuft.

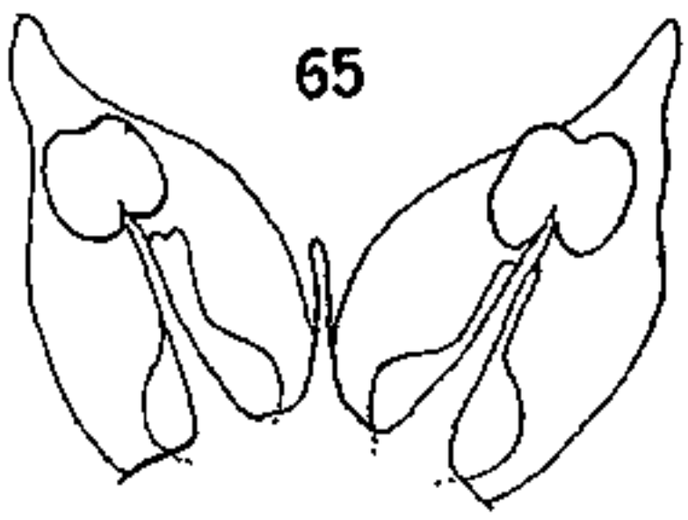
Auf die Kelchblätter sollen nach Payer fünf Petala folgen, von denen es heißt: „. . . a peine nés, ils disparaissent et l'on n'en aperçoit plus aucune trace sur les fleurs un peu plus agées". Ich möchte die Beobachtung eines so geübten und genauen Forschers wie Payer nicht anzweifeln, zumal ihm eine andere Rasse von Scleranthus annuus vorgelegen haben kann. Jedoch konnte die Anlegung und das alsbaldige Verschwinden der Petalprimordien trotz aller Aufmerksamkeit nicht bemerkt werden. Es waren wohl oft Andeutungen solcher Höcker zu sehen, aber so unregelmäßig und undeutlich, daß das Ergebnis heißt: Scleranthus hat keine Petala mehr. Auch mit Hilfe von Mikrotomschnitten längs und quer war nichts zu entdecken.

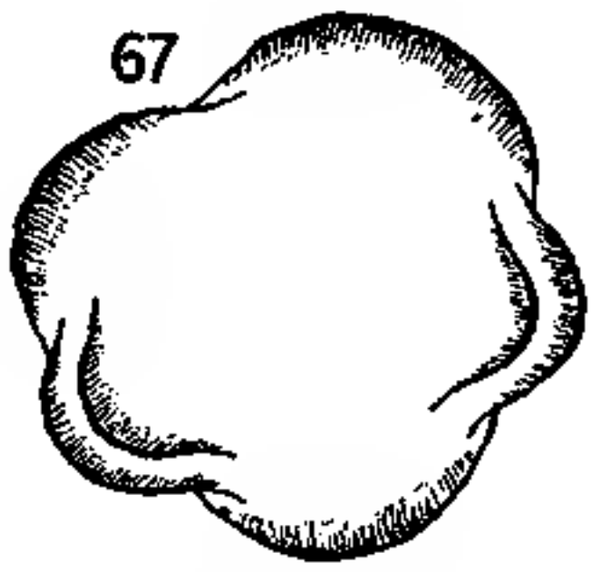
Es folgt auf die Kelchblätter sofort je ein Staubblatt vor Kelchblatt 5 und 4 (Payer, Pl. 70, Fig. 3). Unsere Fig. **67** zeigte eine Blüte in diesem Stadium von oben. Von alternisepalen Höckern ist nichts zu sehen. Nunmehr werden unterhalb der beiden Kelchstamina fünf Kronstamina aternisepal angelegt. Schon die hohe, von den Kelchblättern weit entfernte Insertion am Blütenboden zeigt, daß diese Höcker mit Petalprimordien nichts zu tun haben. Fig. **68** und **69** zeigen eine solche Blüte von beiden Seiten. Die Nummern beziffern die Kelchblätter. Die beiden Staubblätter vor Sep. 5 und 4 dominieren hoch oben am Vegetationskegel. An den Basen der Kronstaminal-Primordien wurden bisweilen schwache Vorwölbungen getroffen, die zur Not als Reste der total abortierten Kronblätter hätten gedeutet werden können. Fig. **70** zeigt eine junge Blüte, bei der auch vor Kelchblatt 3 ein Staubblatt steht. Das Staubblatt vor Sep. 5 ist links hinten angedeutet. Die alternisepalen Staubblatt-Primordien sind immer vollzählig. Man erkennt an dem links im Profil getroffenen Kronstaminodium die dem Blütenzentrum stark genäherte Lage. In etwas älteren Stadien geschieht es oft, daß durch das ungleiche Wachstum des Blütenbodens die Kronstamina, die durch kein Kelchstaubblatt getrennt sind, wie z. B. in Fig. **70** die neben Sep. 1, scheinbar näher zusammenrücken, so daß es dann aussieht, als ständen vor solchem Kelchblatt zwei Höcker. Daher wohl Payer irrtümlich in Pl. 70, Fig. 4 vor Sep. 1, 2 und 3 je zwei Höcker zeichnen ließ. Die Kronstamina sind im Gegenteil stets zwischen die Kelchblätter in Fünfzahl verteilt. Nur selten tritt eine Spaltung ein, derart, daß dann in der Lücke zwischen zwei Kelchblättern zwei Kronstamina stehen. Daher müssen die Fig. 4, 5 und 6 auf Payer's Taf. 70 als der Wirklichkeit nicht entsprechend bezeichnet werden. Eine solche Verteilung der Primordien wurde nie angetroffen, obwohl sehr viele Pflanzen in den verschiedensten Ent-

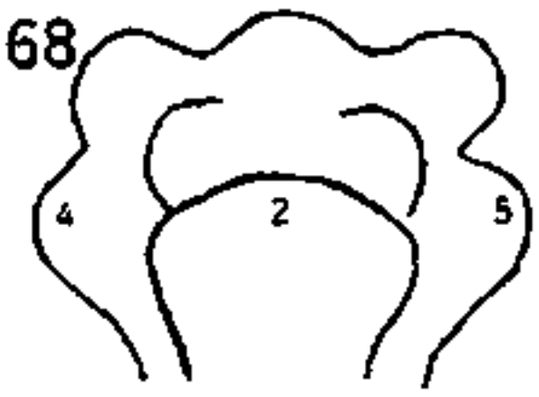


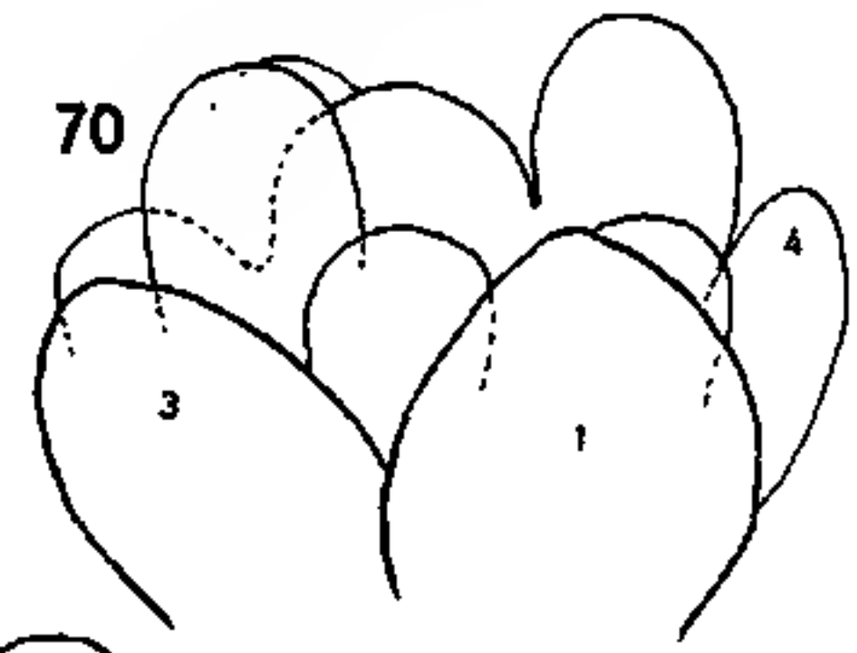


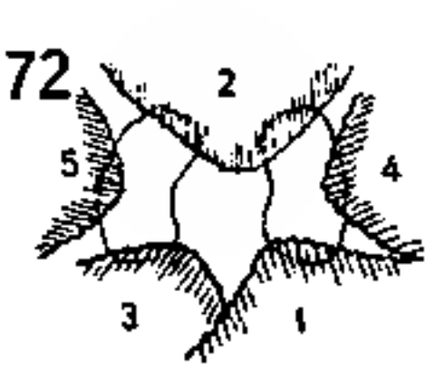


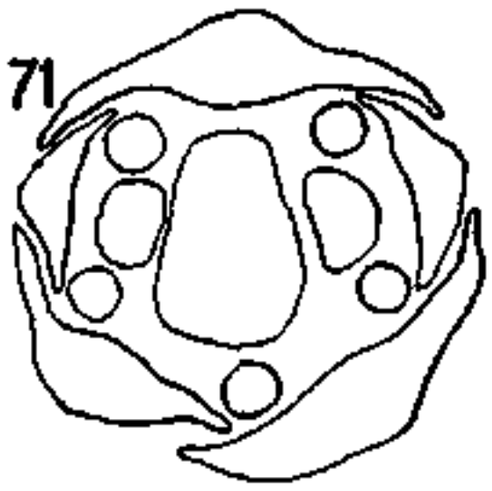


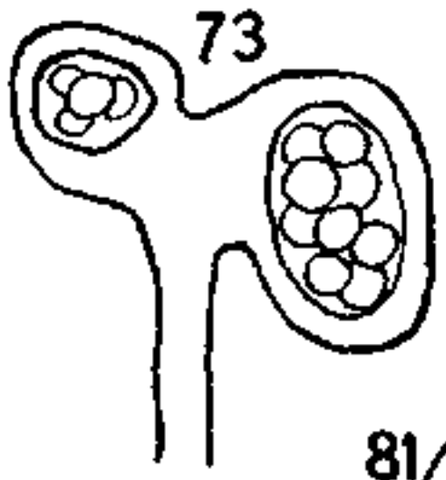


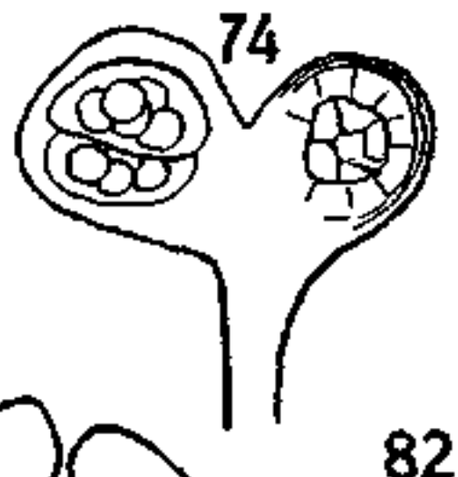


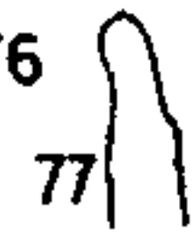


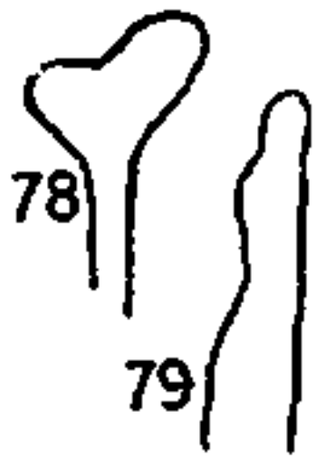


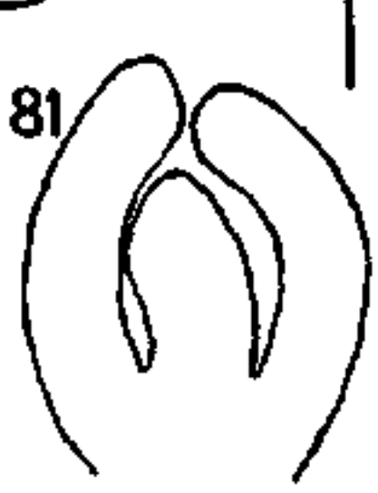


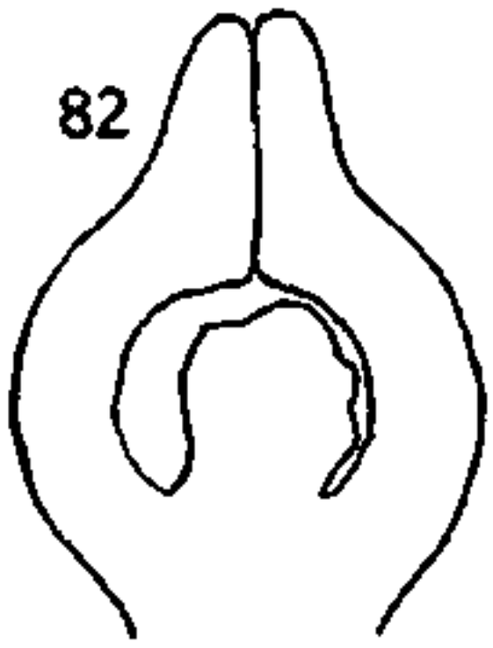












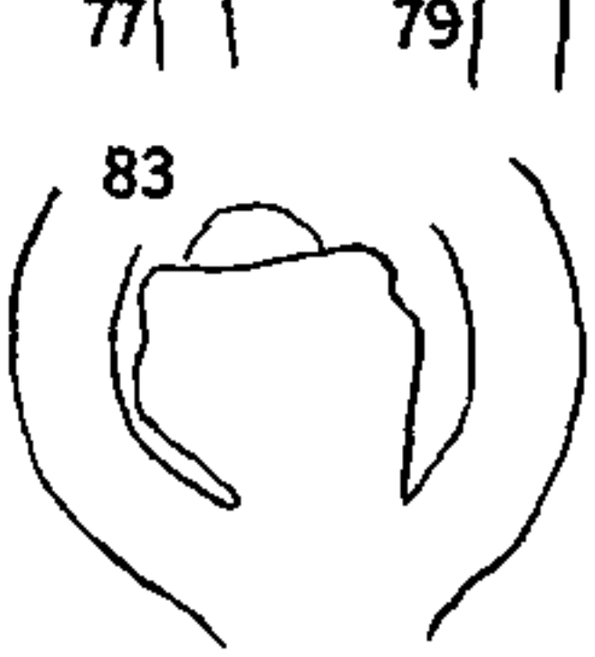


Fig. 61—66. Schiedea. 67—83. Scleranthus annuus (67 junge Blüte von oben, 68—70 von der Seite, 71, 72 Blütenquerschnitte, 73—79 Kronstamina bzw. -staminodien, 80—83 Fruchtknotenlängsschnitte).

wicklungsstadien untersucht wurden. Die Spaltung der Kronstaubblätter in zwei nebeneinander stehende Glieder vollzieht sich mit allen Übergangsstufen. Bald stehen zwei freie Filamente nebeneinander, bald gabelt sich ein Filament oben in zwei Äste, deren jeder eine ganze oder eine halbe Anthere tragen kann. Die kollaterale Spaltung des Kronstaubblattkreises ist ein bei Caryophyllaceen nicht eben seltenes Vorkommnis. Stellaria und andere verhalten sich ebenso. Sie ist die einzige nachweisbare Spaltung und verläuft stets kollateral. Natürlich kann man, wenn man will, auch einen sechszähligen Kelch als durch Spaltung eines Kelchblattes entstanden denken; aber hier wurden nie halbgespaltene Übergangsbildungen gesehen.

Legt man durch etwas weiter entwickelte Scleranthus-Blüten Querschnitte, so gleicht ein mittlerer der Fig. **71** ein höher geführter der Fig. **72**. In der ersten Figur sieht man zwischen den fünf Kelchblättern die fünf Kronstaminodien, außerdem die massigeren zwei Kelchstaubblätter vor Sep. 5 und 4. In der zweiten Figur sind nur noch die beiden hochstehenden Kelchstamina zu sehen. Bei Scleranthus annuus bleiben die Kronstamina meist Staminodien. Es gibt alle Übergänge, auch innerhalb einer Blüte, vom länglichen Höcker bis zur fertilen Doppelanthere (Fig. **73—79**). Die Größe der Pollenkörner, wenn solche überhaupt gebildet werden, scheint kaum zu schwanken, wohl aber die Zahl. Ähnliches gibt auch Familler an (1896), der betont, daß an ein und derselben Pflanze Staminodien aller Übergänge vorhanden sein können. Bei Scleranthus sind auch im Fall der Fertilität die Kronstamina viel kleiner als die Kelchstamina.

Nach den Staubblättern werden die zwei Fruchtblätter median und rein oberständig angelegt. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. **80—86** in medianen Längsschnitten dargestellt. Die zentrale Erhebung im Fruchtknoten bekommt früh ein asymmetrisches Aussehen und geht hernach völlig in der Bildung der einen Samenanlage auf. Eine zweite Samenanlage wurde nie bemerkt. Späterhin wird der Fruchtknoten tief in die Blütenachse versenkt, deren Gewebe ihn so lückenlos wie bei keiner anderen Caryophyllacee umschließt. Für Scleranthus annuus gilt also die Normalformel $K_5 C_0 A_{2\,s+5\,p}$ rud. $G\underline{(2)}$ und das Diagramm Fig. **87** mit dem Bemerken, daß bisweilen drei Kelchstaubblätter auftreten, bisweilen die Kronstamina fertil sind.

Scleranthus perennis verhält sich im wesentlichen ebenso. Bei Scleranthus ruscinonensis scheinen die Kronstaminodien sehr viel seltener fertil zu werden. Scleranthus uncinatus hat, wenig-

stens bei meinem Material, zwei bis drei episepale und stets fünf fertile alternisepale Staubblätter. Scleranthus tabernaemontani und Scleranthus tenellus gleichen Scleranthus annuus. Von Kronblättern nirgends unzweifelhafte Spuren. Scleranthus-Blüten, in denen die Kronstaminodien petaloid ausgesehen hätten, wurden nicht angetroffen. Lüders (1907), der solche bemerkt hat, gibt z. B. für Scleranthus pungens ein Diagramm (pag. 9, Fig. 1 *G*), in dem die fünf alternisepalen Glieder als Kronblätter eingezeichnet sind. Das mir vorliegende Blütenmaterial (k. k. Hofmuseum, Wien) zeigte fünf stets vollzählige, fertile Kelchstamina und fünf stets vollzählige, kürzere, schmälere Kronstaminodien. Letztere erscheinen wie bei allen anderen Scleranthus-Arten nach den Kelchstaubblättern dicht am Fruchtknoten. Sie sind an ihrer Basis mit den Filamenten der Kelchstaubblätter leicht verwachsen und in ihrem oberen Teil oft so gegabelt, wie es oben für die Kronstamina anderer Scleranthus-Arten beschrieben wurde. Es liegt also kein Grund vor, diese Gebilde als Kronblätter anzusehen. Scleranthus pungens mit seinen großen Kelchblättern, dem pentameren Kelchstaubblattkreis und dem bisweilen trimeren, gar nicht tief versenkten Gynäceum scheint in der Einseitigkeit der Ausbildung nicht so weit geschritten zu sein wie unsere Scleranthus-Arten, wie denn australischen Pflanzen oft ein gewisser Primitivismus eigen ist. Als Diagramm für Scleranthus pungens gilt das von Scleranthus annuus Fig. 87, vermehrt um die drei fehlenden Kelchstamina.

Colobanthus.

Schon Eichler drückte seine Verwunderung aus, daß bei dieser Gattung Krone und Kelchstamina fehlen. An Colobanthus crassifolia, lycopodioides, Billardieri, Kerguelensis und quitensis sah ich diese Angaben bestätigt. Alle genannten Arten verhalten sich übereinstimmend. Auf vier Kelchblätter folgen vier mit ihnen alternierende Staubblätter. Rudimente von Kronblättern waren nicht zu sehen. Leider standen die jüngsten Stadien nicht zur Verfügung. Die Staubblätter sind mit ziemlich breiter Basis einem niedrigen Diskus aufgesetzt. Bei Colobanthus lycopodioides fanden sich gelegentlich auch Kelchstaubblätter, in einer fünfzähligen Blüte sogar ein doppeltes Staubblatt vor einem Kelchblatt. Dieser Zustand: fehlende Kronblätter, minderzählige Kelchstaubblätter und gleichzählige Kronstaubblätter, hat eine deutliche Parallele bei Scleranthus (s. dort). Fünfzähligkeit als Regel scheint bei Colobanthus Billardieri vorzuliegen. Die Fruchtblätter sind isomer, die Dehiszenz der Kapsel ist lokulizid, wie auch

allgemein angegeben wird. Die Spaltung verläuft genau längs des schwachen Gefäßbündels, das die Karpelle als Mittelnerv durchzieht. Da die Klappen immer zwischen, die Fruchtblattmitten also über die Kelchblätter fallen (Fig. 88), kann die Insertion der Fruchtblätter nicht, wie Eichler angibt, alternisepal sein, sondern ist episepal. Im Hinblick auf das Diagramm 89 ist das auch verständlicher, da alsdann die Fruchtblätter mit den Staubblättern alternieren. Auch Bentham and Hooker geben an: „styli tot quot sepala et iis opposita". Die Styli sind aber die verlängerten Fruchtblattspitzen.

Cometes.

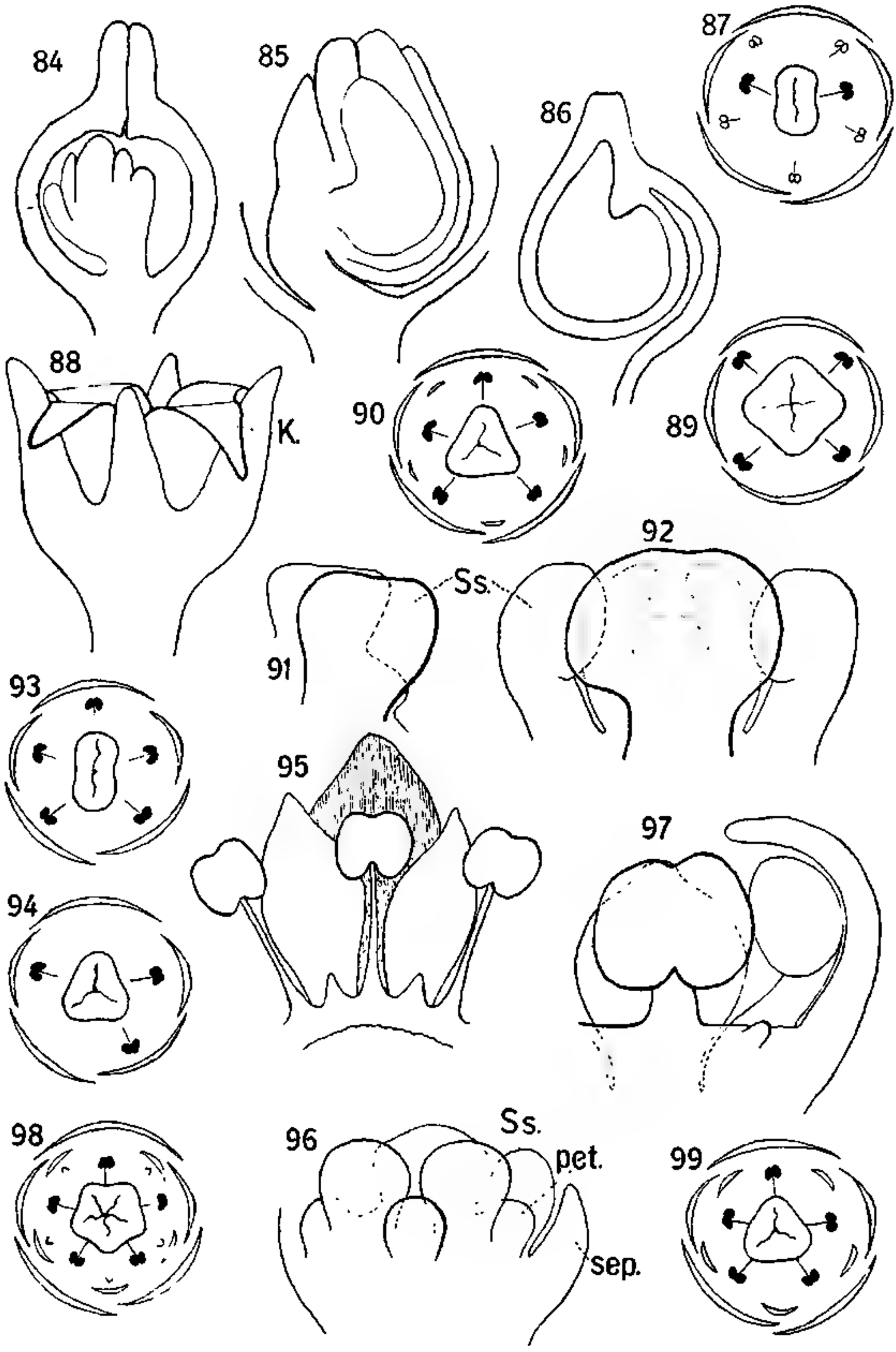
Die Blütenformel lautet nach Pax (l. c.) $K_5C_5A_5G\underline{(3)}$. Lüders findet, daß die alternisepalen Glieder bald petaloid, bald staminodial aussehen oder ganz fehlen. Die Anlegung derselben konnte leider nicht untersucht werden, da die jungen Blüten des Herbarmaterials zu stark geschrumpft waren. Die Basen der langen Staubblätter und der kürzeren, breiteren Kronblätter sind zu einem mäßig hohen Ring verwachsen. Die Mikropyle der einzigen Samenanlage schaut nach unten, wie auch Lüders angibt. Diagramm Fig. 90.

Pteranthus.

Aus Pax ist die Blütenformel $K_4C_0A_4G\underline{(2)}$ zu entnehmen. Die an Pteranthus echinatus studierte Blütenentwicklung zeigt, daß es zu keiner deutlichen Anlegung von Petalprimordien kommt. Bringt man die Stelle, wo solche zu erwarten wären, ins optische Profil, so sieht man auf einem gewissen Stadium eine Aufwölbung des Blütenbodens (Fig. 91 rechts hinter dem Staubblatt), die nach Belieben als Petalhöcker wie als Profil des hier umlaufenden Staminalwulstes gedeutet werden kann. Denn schon auf wenig älteren Stadien (Fig. 92) ist von solchen Höckern nichts mehr zu sehen, und der Wulst hebt sich zu einem die Staubblätter tragenden Ring. Die beiden Fruchtblätter bergen nur eine Samenanlage. Diagramm Fig. 93.

Dicheranthus.

Pax gibt für diese Gattung die Formel $K_5C_0A_{2-3}G\underline{(3)}$ an. Mangels brauchbarer junger Blüten konnte die Entwicklung nicht studiert werden; daher bleibt unentschieden, ob der alternisepale Kreis wirklich restlos abortiert ist. Die meist zwei bis drei Kelchstaubblätter von Dicheranthus plocamoides bevorzugen die Stellung vor den jüngsten Kelchblättern. Die drei Fruchtblätter schließen nur eine Samenanlage



Eig. 84—87. Scleranthus annuus (84—86 Fruchtknotenlängsschnitte und Samenanlage, 87 Diagr.). 88. 89. Colobanthus crassifolia (*K* Klappen der Kapsel). 90 Cometes Surratensis. 91—93. Pteranthus echinatus. 94. Dicheranthus plocamoides. 95, 96, 98. Polycarpaea Zollingeri. 97. Polycarpaea atherophora. 99. Drymaria; *Ss* Kelchstaubblatt.

ein, deren Mikropyle nach unten gewendet ist. Während die Seitenblüten der dreiteiligen Einzelblütenstände gern unter Reduktion des Gynäceums männlich werden, verkümmern in den zwittrigen Mittelblüten bisweilen die Antheren bzw. die Pollenkörner. Die starre Pflanze mit den reduzierten Blüten und den pfriemlichen Blättern macht xerophilen Eindruck. Das nach der ausgewachsenen Blüte entworfene, also nicht unanfechtbare Diagramm ist in Fig. **94** abgebildet.

Polycarpaea.

Aus den Angaben von Pax (l. c.) ist zu entnehmen, daß einigen Polycarpaea-Arten die Blütenformel $K_5C_5A_{5\,s+5\,p\ rud.}\,G\underline{(5)}$, andern die Formel $K_5C_5A_5G\underline{(5)}$ zukommt. Blüten nach der ersten Formel besitzt die bei Bentham and Mueller (1863) als Untergattung von Polycarpaea genannte Sect. 2: Aylmeria Mart., von der es heißt: „petals and stamens free or neerly so, with 5 short staminodia inside the petals and opposite to them.“ Es werden zwei Arten unterschieden: Polycarpaea violacea und Polycarpaea staminodina. Die ersten Angaben über diese interessante, fünfkreisige Polycarpaea finden wir bei Martius (1826), wo es pag. 276 ff. heißt: „ . . . durch die Güte des Herrn Aylmer Bourke Lambert Esq. erhielt ich zwei Pflanzen, die auf der Expedition des Kapitäns King an der Westküste von Neuholland gesammelt wurden und im Habitus die größte Ähnlichkeit mit Lahaya (heute Polycarpaea), namentlich mit Lahaya corymbosa und spadicea haben.“ Er gibt dann folgenden Character genericus: „ . . stamina 10, membranacea, in tubum hypogynum connata, 5 exterioribus abortivis petalis oppositis, 5 interioribus subulatis cum exterioribus alternantibus . . .“

Das mir vom k. k. Hofmuseum in dankenswerter Weise überlassene Material von Polycarpaea (Aylmeria) Zollingeri bestätigte vollkommen die Angaben von Martius. Fig. **95** zeigt ein Stück eines herauspräparierten Staminalringes, von innen gesehen. Zwischen drei großen Kelchstamina stehen zwei kleine Kronstaminodien, hinter diesen zwei Kronblätter. Zu hinterst das zum mittleren Staubblatt gehörige Kelchblatt (schraffiert). Fig. **96** zeigt ein junges Stadium. Die Kronblätter sind deutlich an ihrer vom Fruchtknoten relativ weit entfernten Lage zu erkennen. Vor ihnen sind die erst sehr spät erscheinenden Kronstaminodien noch nicht zu sehen. Die Reihenfolge und Insertionshöhe der einzelnen Kreise entspricht durchaus der für Alsineen gültigen Norm. Die Fig. 96 gilt nun auch bis in alle Einzelheiten für andere untersuchte Polycarpaea-Arten, z. B. corymbosa, atherophora,

orthoclada. Bei diesen schreitet die schon bei Aylmeria vorhandene Reduktion noch weiter, d. h. die Kronstaminodien treten auch späterhin nicht mehr auf. Auch die Petalprimordien entwickeln sich nicht mehr so weit wie bei Aylmeria, sondern bleiben früher oder später stehen, ein Umstand, der z. B. Lüders veranlaßt hat, sie bei Polycarpaea orthoclada für Staminodien zu erklären. Daß diese Bezeichnung unrichtig ist, bedarf nach obigem keiner Erklärung. Es sind die den unzweifelhaften Kronblättern der Untergattung Aylmeria homologen Glieder. Der epipetale Kreis ist abortiert.

Noch weniger ist es angängig, in einer Blüte (Lüders, pag. 21, Fig. 3 *C*) zwei Kronblätter und drei Staminodien vorkommen zu lassen. Auf ihrer fortschreitenden Reduktion nehmen die Kronblätter dieser Gattung immer mehr die Form unansehnlicher Höcker an (Fig. 97), deren Betrachtung an der fertigen Blüte natürlich keinen Aufschluß über ihr Wesen geben kann. Es sei hinzugefügt, daß junge Polycarpaea-Blüten kurz nach Anlegung aller Primordien von entsprechenden Drymaria, Polycarpon usw. kaum zu unterscheiden sind. Alle haben die deutlich und in gleicher Entfernung vom Fruchtknoten, zeitlich gleich nach den Kelchblättern angelegten, nur später verschieden weit wachsenden Kronblätter. Das Diagramm für Polycarpaea Zollingeri ist in Fig. 98 wiedergegeben. Denkt man sich darin die Kronstaminoiden weg, so hat man das Diagramm von Polycarpaea orthoclada, corymbosa u. a.

Drymaria.

Die von Payer (l. c.) abgebildete und beschriebene Blütenentwicklung von Drymaria divaricata wurde an Drymaria cordata in allen Punkten bestätigt. Es erscheinen der Reihe nach fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, fünf Kelchstaubblätter, von denen bisweilen eins oder mehrere verkümmern, und drei Fruchtblätter. Die Fig. 100 zeigt ein junges Stadium. Es sind drei Kronblatt-Primordien und zwei ungleiche Kelchstaubblätter *st* zu sehen. Die Zone des Blütenbodens, auf der die Staubblätter stehen, hebt sich sehr bald ringwulstartig. Der Höcker, der sich in dem Medianschnitt Fig. 101 links zwischen Fruchtknoten und Kronblatt schiebt, ist kein epipetales Rudiment, sondern das optische Profil des Staminalwulstes. Dies ist ein für alle Drymarien typisches Bild. Hätten die alternisepalen Höcker Staminalcharakter, so müßten sie mehr auf dem Ring, nicht hinter ihm stehen. Gegenüber der irreführenden Ausdrucksweise, wonach bei den Caryophyllaceen bald Staminalhöcker sich zu Kronblättern differenzieren,

bald Kronblätter staminoidal ausgebildet sein sollen, liegt unter anderem auch bei Drymaria ein Beweis für den prinzipiellen Unterschied von Petalum und Epipetalum der Caryophyllaceen vor.

Die Ähnlichkeit der jungen Drymaria-Blüte mit solchen aus der Alsineen-Gruppe fiel schon Payer auf. Besonders der dreifächerige, später einfächerige Fruchtknoten mit seinen zwei Reihen Samenanlagen in jedem Fache, die sich von oben nach unten entwickeln, gleicht sehr dem einer Alsinee. Auch die von den Alsineen her genügend bekannte, von oben eingeschnittene Gestalt der schmalen Petala ist bei Drymaria vorhanden, wie Lüders (l. c.) hervorhebt. Endlich weisen die Namen mehrerer Drymaria-Arten wie „stellarioides“ „alsinoides“ auf die große Ähnlichkeit des Habitus hin.

Das Drymaria-Diagramm ist also identisch (Fig 99) mit dem einer fünfmännigen Stellaria media, deren Kronstaubblattkreis, wie zumeist, nicht ausgebildet ist. Epipetale Staubblätter kommen nach jetziger Kenntnis bei keiner Drymaria vor. Während wir nun den Verlust des Kronstaubblattkreises ontogenetisch nicht verfolgen können, geht die weitere Reduktion noch vor unseren Augen vor sich. Drymaria diandra hat noch alle Kronblätter wohl ausgebildet, von den Kelchstaubblättern aber zwei bis drei verloren, ein ebenfalls an Alsineen gemahnendes Vorkommnis. Drymaria villosa reduziert die Kronblätter zu kleinen, allermeist pfriemenförmigen und einfachen, nur selten zweigabeligen, sehr schmalen Spitzchen, wie auch Lüders angibt. Der genannte Autor zeichnet und benennt diese Spitzchen als Staminodien und erblickt darin einen Beweis, daß auch bei Drymaria apetala „der äußere Staubgefäßkreis ergänzt werden“ müsse. Hätte nun schon das gelegentliche Vorkommen der petaloiden Gabelung an den Rudimenten genanntem Autor die Deutung als Petalrudimente nahelegen müssen, so wäre dies beim Studium der Entwicklungsgeschichte vollends klar geworden. Denn die betreffenden Höcker erscheinen vor den Kelchstaubblättern, sind vom Fruchtknoten durch die typische breite Zone (Wulst) getrennt und verhalten sich ganz wie Kronblätter. Junge Stadien der Drymaria villosa können denn auch von solchen der Drymaria cordata nicht unterschieden werden. Übrigens fanden sich auch ausgewachsene Blüten von Drymaria villosa, die fünf große, zweigabelige Kronblätter besaßen.

Noch weiter geht der Abort bei Drymaria apetala, wo die Kronblätter zwar stets angelegt werden, aber auf dem Primordialstadium stehen bleiben, so daß sie später im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Junge Blüten gleichen ganz denen von

Drymaria cordata u. a. Es ist also im Diagramm kein Staubblattkreis, sondern der Kronblattkreis zu ergänzen.

Pycnophyllum.

Auch für diese Gattung gilt das Diagramm Fig. **99**. Die fünf Kronblätter sind wohl ausgebildet, ziemlich schmal, oben nach Alsineen-Art gabelig eingeschnitten. Fig. **102** zeigt die Aufsicht auf ein Stück Blütenboden von Pycnophyllum molle. Die Kelchblätter sind nicht gezeichnet, der Fruchtknoten ist abpräpariert. Vor den Kronblättern sieht man den Staminaldiskus schwach höckerartig anschwellen. So gut auch epipetale Gebilde in den Rahmen dieser regelmäßigen Blüte mit ihren Alsineenpetala passen würden, können doch die genannten Höcker nicht so gedeutet werden. Dennoch ähnelt der Umriß der Staminalplatte der von Polycarpaea Zollingeri (Fig. 95), nur daß die epipetalen Spitzchen auf ganz schwache Aufwölbungen reduziert wären. Jedenfalls zeigt ihre Anwesenheit, daß vor den Kronblättern sozusagen ein Platz leer ist.

Loefflingia.

Die Blütenentwicklung, die an Loefflingia hispanica, gaditana, squarrosa und micrantha studiert wurde, verläuft normal und rechtfertigt das Normaldiagramm Fig. **99**. Fünf Kronblätter werden stets angelegt, so daß Baillons (l. c.) Angabe „petala 3—5, parva vel 0“ nicht richtig ist. Die Staubblätter vor den älteren Kelchblättern neigen nach Alsineenart zum Abort. Während junge Blütenstadien von den entsprechenden Polycarpaea (Fig. **96**) und Drymaria (Fig. **100**) kaum abweichen, kennzeichnet sich die Gattung späterhin durch Perigynie, wie der Längsschnitt Fig. **103** (hispanica) zeigt. Links ist Kelchblatt + Staubblatt, rechts das Kronblatt zu sehen. Der Höcker vor dem Kronblatt ist kein epipetales Rudiment, sondern der Umriß des in dieser Höhe, längs der gestrichelten Linie, verlaufenden Staminaldiskus. Fig. **104** zeigt ein Stück eines ausgebreiteten Diskus. Die großen Doppelpetala, die Lüders gesehen hat, traten an meinem Material nicht auf.

Polycarpon.

Das untersuchte Polycarpon tetraphyllum hat fünf Kelchblätter, fünf Kronblätter, selten fünf, meist drei Kelchstaubblätter, keine Kronstaubblätter und drei, selten zwei Fruchtblätter. Die Kronblätter treten als kleine, aber außergewöhnlich scharf abgesetzte Primordien am jungen Blütenboden auf und sehen ganz so aus, wie die von Poly-

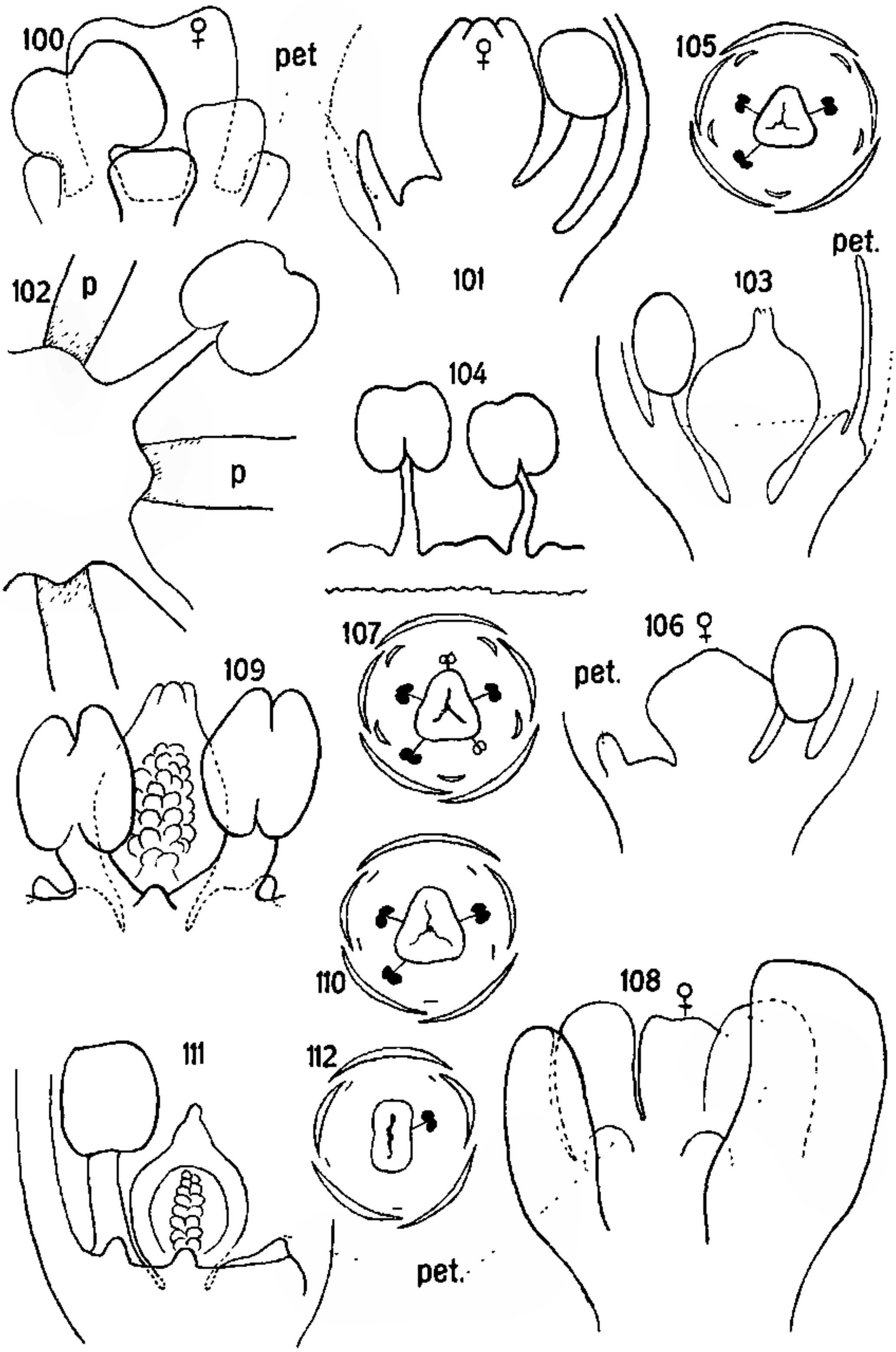


Fig. 100, 101. Drymaria cordata. 102. Pycnophhyllum molle. 103, 104. Loefflingia hispanica. 105. Polycarpon tetraphyllum. 106, 107. Microphyes lanuginosus. 108—110. Ortegia hispanica. 111, 112. Cerdia congestiflora.

carpaea (Fig. **96**) und Drymaria (Fig. **100**). Lüders zeichnet sie als Kronblätter, spricht aber im Text von Staminodien und meint, daß Staubblätter und Staminodien scheinbar einem Kreise angehören. Die Betrachtung der jungen Stadien zeigt aber, das eine deutliche Verteilung auf zwei Kreise vorhanden ist. Auch Baillon spricht von fünf Kronblättern. Für Reduktionstendenzen im Petalkreis zeugt die Kleinheit der ausgewachsenen Kronblätter und ihr frühzeitiges Abfallen. Das Diagramm (Fig. **105**) ist wieder das einer gewöhnlichen Stellaria media.

Microphyes.

Die an Microphyes lanuginosus studierte Entwicklungsgeschichte der Blüte lehrt, daß auf die fünf Kelchblätter fünf normale Kronblätter folgen, die (vgl. Fig. **106**) vom Fruchtknoten sehr weit abstehen und sich in jeder Beziehung wie die entsprechenden Primordien der vorher besprochenen Gattungen verhalten. Von den fünf Kelchstaubblättern bleiben häufig einige klein und steril. Kronstaubblätter wurden nie bemerkt. Später wachsen sich die Petalprimordien zu nicht sehr großen, relativ breiten Kronblättern aus, die, wie auch Pax (l. c.) angibt, mit den Kelchstaubblättern zusammen einem ringförmigen Diskus perigyn eingefügt sind. Die Kronblätter stehen indessen nicht im vollen Sinne des Wortes auf dem Ring, sondern vor ihnen, nach der Blütenmitte zu, verlaufen noch einige Zellschichten. Sie sind also auch in diesem Stadium etwas nach außen geschoben. Lüders nennt die Kronblätter Staminodien. Baillon kennt die alternisepalen Glieder überhaupt nicht. Das am häufigsten gefundene Diagramm ist in Fig. **107** gezeichnet.

Stipulicida.

Die untersuchte Stipulicida setacea verhält sich wie die soeben besprochenen Gattungen, nur daß von den vor den ältesten Kelchblättern gern fehlenden Staubblättern hier meist keine Rudimente zu sehen sind. Das Diagramm ist das gleiche wie von Polycarpon (Fig. **105**). Die Kronblätter werden auch von Lüders als solche anerkannt, wenngleich die homologen Organe der Nachbargattungen als Staminodien angesprochen werden.

Ortegia.

Die Untersuchung an Ortegia hispanica ergab folgendes Resultat: Auf die fünf Kelchblätter folgen fünf Kronblätter, welche stets normal als ziemlich große Primordien angelegt werden (Fig. **108**). Die Angaben von Eichler, Baillon, Pax und Lüders, daß dieser Kreis

stets und vollständig ausfalle, sind also zu berichtigen. Es folgen nun drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern, endlich die drei Fruchtblätter, die späterhin zahlreiche Samenanlagen einschließen. Zwischen den Kronblättern und dem jungen Fruchtknoten liegt wieder der typische, breite Zwischenraum. Die Kronblätter bleiben auf sehr junger Entwicklungsstufe stehen und können später höchstens als winzige Spitzchen gesehen werden (Fig. 109). Es herrscht also volle Übereinstimmung mit einer apetalen, triandrischen Stellaria media, wo auch die stets angelegten Kronblatt-Primordien auf dem Primordial-Stadium stehen bleiben. Die Blütenformel heißt daher K_5C_5 rud. $A_3G(\underline{3})$. Im Diagramm (Fig. 110) sind die fünf Kronblätter als kleine Striche eingezeichnet, nicht weil sie zu ergänzen, sondern weil sie wirklich vorhanden sind

Cerdia.

Die an Cerdia congestiflora und Cerdia purpurascens studierte Blütenentwicklung lehrt, daß nach den fünf Kelchblättern fünf Kronblätter angelegt werden, ganz wie bei Ortegia. Sie bleiben ziemlich klein (vgl. Fig. 111) und sind in der erwachsenen Blüte als winzige Spitzchen bisweilen zu erkennen. Die Angaben von Baillon, Pax und Lüders, wonach der alternisepale Kreis auch hier stets und vollständig ausfallen soll, sind also nicht richtig. Das einzige Staubblatt steht vor Kelchblatt *4* oder *5*. Es herrscht schwache, spät eintretende Perigynie. Die Blütenformel heißt K_5C_5 rud. $A_1G(\underline{2})$, das Diagramm ist in Fig. 112 gezeichnet.

Habrosia.

Aus dem Herbarium Hausknecht erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Konservators Bornmüller sehr wertvolles, selbstgesammeltes Herbarmaterial von Habrosia spinuliflora. So war es möglich, die Blütenentwicklung dieser hochinteressanten Gattung eingehend zu studieren.

Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt. Darauf erscheinen die fünf Kelchstaubblätter, und zwar die vor den jüngsten Kelchblättern zuerst. Der vor Kelchblatt *4* stehende Staminalhöcker zeichnet sich wie bei vielen Alsineen durch besondere Massigkeit aus (vgl. Payer, Pl. 73, Fig. 6; Pl. 70, Fig. 21). Die Kelchstaubblätter wurden stets in Fünfzahl gesehen. An den Basen ihrer Filamente findet man die zwei Honigdrüsen als flankierende Höcker typischer Gestalt. Nach den Kelchstaubblättern erscheinen Kronstaubblätter in schwankender Anzahl, wie bei einer beliebigen Form der variablen

Alsineen. Diese Kronstamina stehen tiefer als die Kelchstamina, dicht über den Kronblättern, und entwickeln sich ganz so, wie bei Cerastium (Fig. **3—6**) für die Kronstamina angegeben ist. Es wurden solche mit fertilen, mit sterilen und solche ohne Antheren bemerkt. Fig. **113** zeigt eine junge Blüte; über den sichtbaren Kelchblättern *4*, *2* und *1* steht je ein Staubblatt, dazwischen je ein Kronblatt. Die epipetalen Primordien sind noch nicht erschienen. Fig. **114** zeigt ein älteres Stadium. Über dem Kronblatt ϕ rechts ist ein Staubblatt entwickelt, über dem links nicht In Fig. **115** steht über dem Kronblatt ϕ im Vordergrund ein Kronstaubblatt $s\phi$, welches die benachbarten Kelchstaubblätter *ss* deckt. Vor den seitlichen Kronblatthöckern dagegen ist der leere Blütenboden zu sehen, der, wie stets, Fruchtknoten und Kronblatt als schwach gewölbter Wulst trennt. Fig. **116** zeigt in der Mitte ein Kronstaubblatt mit davorstehendem Kronblatt, welches sich noch nicht gestreckt hat, daneben zwei Kelchstaubblätter. Schon der Anblick dieser Figuren, noch mehr aber das eigene Studium der Entwicklungsgeschichte zeigt die genaue Übereinstimmung von Habrosia mit jeder beliebigen Alsinee. Auch hier werden die Kronblätter stets angelegt, wachsen auch meist weiter, bleiben aber zuweilen klein. Abort trifft stets zuerst den epipetalen Staubblattkreis.

Etwas abweichend geht die Entwicklung des Fruchtknotens vor sich (Fig. **117—122**). Es werden wie bei Buffonia nur zwei Fruchtblätter angelegt. In der Mitte des jungen Fruchtknotens fällt zuerst die große, fast bis zum Scheitel der Wölbung reichende Mittelsäule auf, an der sich rechts und links je eine Samenanlage entwickelt. Während diese schnell heranwachsen, wächst die Mittelsäule nicht mit und wird zuletzt nur noch als kleiner, aber deutlicher Höcker zwischen den beiden Plazenten gesehen. Späterhin hungert meist eine Samenanlage die andere aus, so daß im reifen Fruchtknoten nur ein Same zu finden ist. Die Mikropyle ist anfangs schräg nach oben, dann nach der Seite, dann nach unten, endlich wieder schräg nach oben gerichtet. Sie beschreibt nahezu einen Dreiviertelkreis. Die Samenanlage muß deshalb als stark kampylotrop bezeichnet werden. In Fig. **122** sieht man links neben der großen, fast reifen die kleinere, ausgehungerte, etwas geschrumpfte Samenanlage liegen.

Demzufolge lautet die Blütenformel $K_5C_5A_{5+5}G\underline{(2)}$. Zu dem Diagramm Fig. **123** ist zu bemerken, daß Blüten mit allen fünf Kronstaubblättern selten sind, aber vorkommen. Vierhapper (1907) meint, die Pflanze gleiche im Habitus einer Alsine tenuifolia. Man kann

hinzufügen, daß sie ihr auch in der Blütenentwicklung gleicht. Über das Verhältnis von Habrosia zu Scleranthus wird unten die Rede sein.

Es bleibt übrig, zu den Ausführungen Lüders (l. c.) einige Bemerkungen zu machen. Lüders bezeichnet die regelmäßig auftretenden, alternisepalen Glieder, die wir soeben als unzweifelhafte Kronblätter identifiziert haben, als Staminodien. Sie sollen dem alternisepalen Staminodialkreis von Scleranthus entsprechen. Der genannte Autor findet nun, daß sehr häufig im Innern dieses aus Staminodien bestehenden Kreises nochmals Staminodien, ja selbst unter Umständen reduzierte, aber doch fertile Staubgefäße stehen. Er bezeichnet dieses Verhalten als sehr gewöhnlich und bildet es in pag. 15, Fig. 2 *C* so ab, daß er den in Fig. 2 *A* und *B* als Staminodialkreis gezeichneten hier als Petalkreis ganz richtig wiedergibt. Es möchte ihm auch „bei Betrachtung dieses Diagramms nicht zweifelhaft sein, daß es eine mit Kelch und Krone versehene, diplostemone Blüte darstelle. Trotzdem kann davon . . . nicht die Rede sein." Es handelt sich vielmehr um seriales Dédoublement des äußeren Staminalkreises. Dabei sollen die nach außen gelegenen Spaltungsprodukte zu Kronblättern werden, während die inneren Staminalnatur beibehalten. Lüders bemerkt, daß er die Blütenentwicklung nicht studiert habe, daß aber auch der Nachweis einer getrennten Entstehung von Petalen und epipetalen Stamina die auf vergleichend morphologischem Weg gewonnenen Anschauungen nicht ändern könne.

Es wird indes aus obigen Tatsachen der Entwicklungsgeschichte mit Sicherheit zu folgern sein, daß „eine kongenitale Differentiation der theoretisch zusammenhängenden, serial gespaltenen Glieder des äußeren Staminalkreises in Petala und Stamina" bei Habrosia so wenig vorliegt wie bei irgendeiner anderen Caryophyllacee. Denn erstens sind die mit Regelmäßigkeit zwischen den Kelchblättern stehenden Gebilde in jeder Beziehung echte Kronblätter; ihre Anlegung, Insertionshöhe, Aussehen und späteres Verhalten gleichen ganz der Anlegung usw. der Alsineenkronblätter; zweitens entstehen ihre zugehörigen Stamina erst viel später, nachdem vorher alle Kelchstaubblätter angelegt wurden. Drittens erscheinen die Kronstamina oft gar nicht, ein Fall, für den man nach der anderen Theorie seriales Dédoublement in Abwesenheit des einen Spaltproduktes annehmen müßte.

Sphaerocoma.

Leider lag von dieser Gattung kein Material vor. Wie aus dem in Fig. **124** abgebildeten, nach Lüders gezeichneten Diagramm der

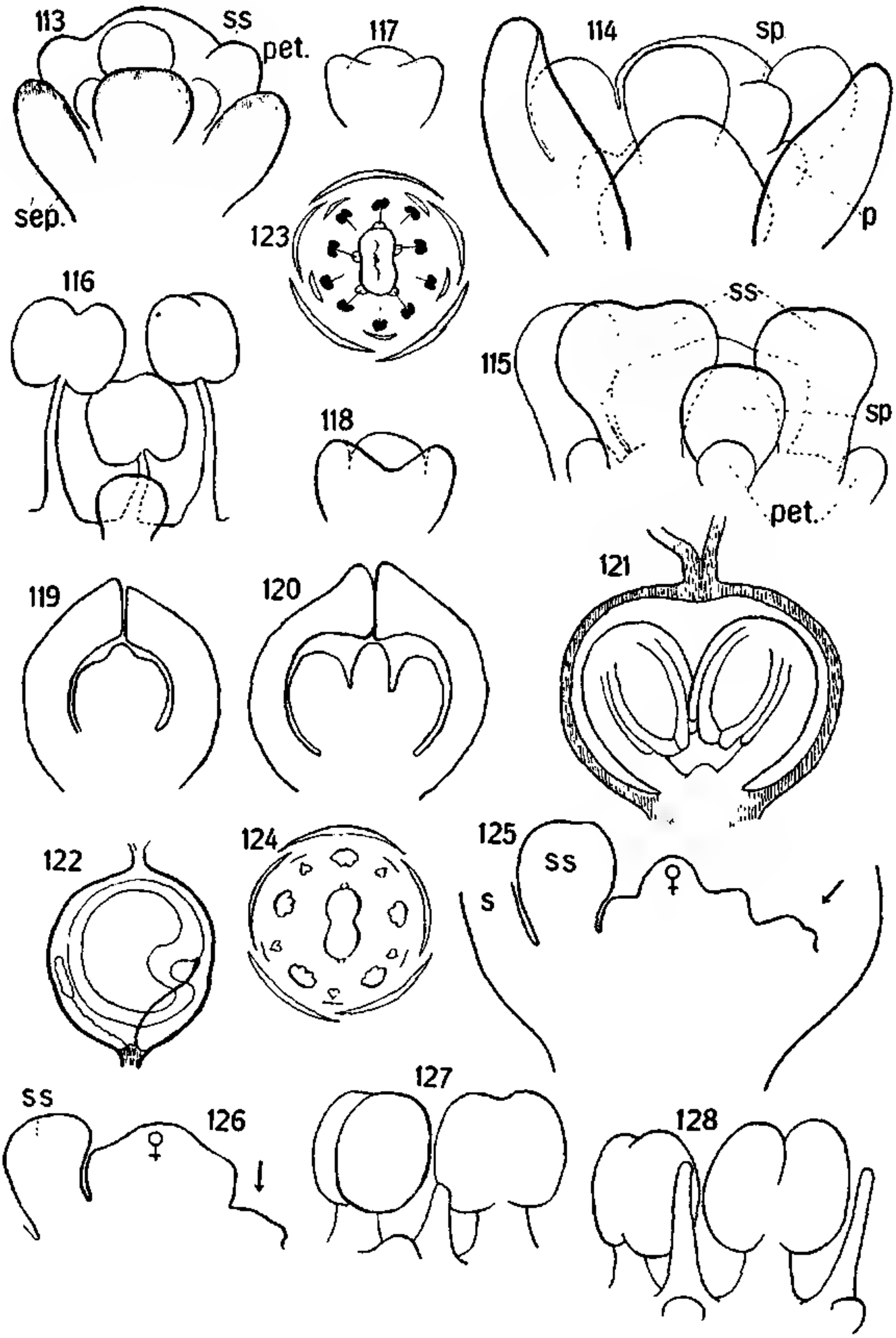


Fig. 113—123. Habrosia spinuliflora (117—122 Fruchtknotenentwicklung). 124. Sphaerocoma Hookeri nach Lüders. 125—128. Herniaria hirsuta; *ss* Kelchstaubblatt, *sp* Kronstaubblatt.

Sphaerocoma Hookeri zweifelsfrei hervorgeht, ist die Blüte fünfkreisig mit Reduktionstendenzen der Petalsektoren und des Fruchtknotens. Das aus zwei Fruchtblättern mit je einer Samenanlage gebildete Gynäceum soll, wie sehr einleuchtet, an das von Habrosia erinnern, der überhaupt die Pflanze sichtlich nahesteht.

Herniaria.

Aus der Literatur läßt sich über die Normalformel das folgende entnehmen. Aus Eichler: $K_5A_5G_{2-3}$, „jedoch öfter mit Petalen". Aus Pax: K_5C_{4-5}, haarförmig oder fehlend. A_{3-5}. Garcke (1912) nennt die „Krone sehr klein, gelbgrün". Auch Hegi schreibt: „Kronblätter fünf, pfriemlich, kürzer als der Kelch". Schulz spricht von fünf Kelchstamina und fünf Kronstaminodien. Auch Lüders nennt die alternisepalen Glieder Staminodien. Was lehrt nun die Entwicklungsgeschichte?

Nach den fünf Kelchblättern werden die fünf Kelchstaubblätter angelegt, darauf die beiden Fruchtblätter. Erst viel später erhebt sich der Blütenboden zwischen den Kelchstaubblättern, und zwar deutlich außerhalb ihres Kreises, zu fünf kleinen Höckern, die langsam zu schmalen, pfriemlichen Gebilden heranwachsen. Macht man in dem Stadium, wo die alternisepalen Höcker eben erscheinen, Längsschnitte durch die Blüte von Herniaria hirsuta, so sieht man, wie in Fig. **125**, links Kelchblatt *s* + Kelchstaubblatt *ss*, rechts einen bald einfachen, bald scheinbar zweifachen Höcker ziemlich weit außen am Blütenboden; in der Figur durch einen Pfeil gekennzeichnet. Auch Fig. **126** zeigt deutlich, daß es sich hier um nichts anderes handeln kann als um die verspäteten Kronblätter. Diese äußeren Höcker bleiben stets sehr klein, sind nicht immer zu sehen (am besten bei Herniaria hirsuta) und verschwinden später meist völlig. Vor ihnen nun erheben sich die Höcker, die man später allein noch wahrnimmt, und um deren Petal- oder Staminalnatur der Streit geht. Aus der Insertion vor den bisweilen sichtbaren Petalrudimenten ist zu folgern, daß es sich hier wirklich um die Kronstaminodien handelt. Es bedeutet abermals eine Rechtfertigung der genetischen Methode, daß in diesem Falle, wo die Staminalnatur zweifelhafter Rudimente entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich gemacht wird, die Auffindung eines Antherenrestes, wenn auch nur an einem einzigen Staminodium, gelang. Durch letztere Beobachtung ist Lüders Bemerkung, daß bei keiner Paronychioidee „eine Umwandlung der Staminodien in Staubgefäße" beobachtet werden könne, widerlegt. Bei anderen Paronychioideen können Antheren-

reste wohl deshalb nicht auftreten, weil es nicht Staminodien, sondern Kronblattrudimente sind. Man hat es also bei Herniaria mit dem in Reduktion begriffenen Kronstaminalkreis zu tun. Fig. **127** und **128** zeigen Fälle, wo bei Herniaria hirsuta ausnahmsweise sehr deutlich ein Petalhöcker außen am Staminodium zu sehen war. Man kann also in günstigen Fällen alle fünf Blütenkreise beobachten, und es bleiben nur die Bedingungen zu ermitteln, unter denen man das Auswachsen aller Kreise experimentell erzielen kann. Die Formel für diese Art lautet daher K_5C_5 rud. $A_{5_s+5_p}$ rud. $G\underline{(2)}$. Für die Arten, wo Petalrudimente überhaupt nicht auftreten, heißt die Formel $K_5C_0A_{5_s+5_p}$ rud. $G\underline{(2)}$.

Corrigiola.

Fig. **129** zeigt ein junges Stadium der sehr regelmäßigen, kaum variablen Blüte von Corrigiola litoralis. Die Kronblätter ϕ werden als zwar kleine, aber scharf abgesetzte Höcker angelegt. Die Blütenformel heißt $K_5C_5A_5G\underline{(3)}$, das Diagramm ist das von Fig. **99**. Lüders bemerkt, Corrigiola allein sei ausgezeichnet durch obere Mikropyle, während bei allen anderen Formen dieser Gruppe die Mikropyle nach unten gerichtet sei. Nun ist die Mikropylenrichtung aller dieser auf einem gewissen Stadium abwärts, kurz darauf aber wieder mehr oder weniger aufwärts. Unter den nächsten Verwandten der Corrigiola wurde bei Siphonychia diffusa, Siphonychia americana, Gymnocarpon decandrum, Anychia capillacea, Anychia dichotoma und Sclerocephalus arabicus eine vor der Befruchtung zeitweise nach abwärts, am fast reifen Samen nach aufwärts gewendete Mikropyle festgestellt.

Acanthonychia.

Die an Acanthonychia ramosissima untersuchte Blütenentwicklung verläuft normal. Nach den fünf Kelchblättern werden fünf Kronblätter angelegt, dann die drei bis fünf Kelchstaubblätter, endlich die drei Fruchtblätter, die nur eine Samenanlage bergen. Epipetale Glieder wurden nie bemerkt. Junge Blütenstadien gleichen denen von Corrigiola. Der Umriß des dreizipfeligen Kronblattes ist als Fig. **130** abgebildet. Da bei meinem Material die meisten Blüten nur drei Staubblätter vor den jüngsten Kelchblättern besaßen, kann für die Gattung das Diagramm **131** aufgestellt werden.

Illecebrum.

Der bereits von Payer (l. c.) gegebenen Schilderung der Blütenentwicklung ist nichts hinzuzufügen. Es sei nur hervorgehoben, was

er von den Kronblättern sagt: „. . . dévéloppent peu, mais persistent jusqu' à l'époque de l'épanouissement de la fleur." Auch Pax, sowie alle Floristen sprechen von kurzen, fadenförmigen Blumenblättern. Wenn demgegenüber Lüder's die alternisepalen Glieder als Staminodien bezeichnet, so beweist das nur, daß er die Entwicklungsgeschichte der Blüte nicht untersucht hat. Denn die Kronblätter werden so deutlich wie nur irgendwo gleich nach den Kelchblättern angelegt und nehmen, wie Fig. **132** und **133** zeigen, späterhin eine so typische Stellung weitab vom Fruchtknoten ein, daß an ihrer Petalnatur nicht gezweifelt werden kann. In Fig. **133** steht im Vordergrund vor dem Fruchtknoten ein Kelchstaubblatt, links ein Kelchblatt *sep* ohne Staubblatt. Die Illecebrum-Blüte ist, wenn man von der Zahl der Samenanlagen absieht, vergleichbar einer solchen von Stellaria media, in der die Kronstaubblätter ganz, die Kelchstaubblätter bis auf zwei geschwunden sind, und der Fruchtknoten zweizählig geworden ist. Solche und ähnliche Stellaria-Blüten wurden beobachtet, bzw. experimentell erzeugt, wie oben berichtet. Die Blütenformel für Illecebrum lautet also $K_5C_5A_2G\underline{(2)}$, das Diagramm entspricht dem in Fig. **134** abgebildeten.

Paronychia.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüten, die hauptsächlich an Paronychia serpyllifolia untersucht wurde, ist nicht ganz eindeutig. Aus Eichler entnimmt man die Blütenformel $K_5A_5G_{2-3}$ „oft mit rudimentären Petala", aus Pax K_5C bisweilen fehlend, A_5 seltener $_3$, $_4$ oder mehr. „Meist fünf kleine, haarförmige Blumenblätter." Auch Hegi spricht von fünf „borstlichen Blütenblättern". Lüders hingegen nennt die alternisepalen Glieder Staminodien.

Verfolgt man die Entwicklung der Blüte, so vermißt man nach Anlegung der Kelchblätter das Auftreten deutlicher Petalprimordien. In Fig. **135** sieht man ganz links Kelchblatt *sep.* + Kelchstaubblatt *ss* im Profil getroffen, rechts gegenüber diejenige Stelle des Blütenbodens, wo ein Petalhöcker im Profil hervortreten müßte. Es ist aber keiner vorhanden, obwohl die Kelchstaubblätter schon sehr groß sind. Erst ziemlich spät erheben sich zwischen letzteren kleine Höcker, die eine mehr oder weniger lange, pfriemliche Gestalt annehmen. Nach Analogie mit der Mehrzahl der nächstverwandten Gattungen möchte man diese Gebilde als Kronblattrudimente ansprechen. Denn eine pfriemenförmige Gestalt der alternisepalen Gebilde liegt auch bei Illecebrum vor, wo die Entwicklungsgeschichte die Petalnatur der betreffenden Gebilde deutlich erweist. Ferner könnte Hand in Hand mit der zweifellosen

Reduktion der fraglichen Glieder eine Verspätung des Auftretens gehen, wie sie bei rudimentären Organen auch sonst vorkommt. So wäre erklärlich, daß die Kronblätter hier erst nach den Kelchstaubblättern sichtbar werden. Andererseits treten die Kronblätter bei allen anderen Caryophyllaceen, auch bei apetalen, so regelmäßig gleich nach den Kelchblättern auf, daß gerade dieser Umstand als Kriterium für die Petalnatur zweifelhafter Glieder gelten muß. Es ist daher möglich, daß es sich bei den in Frage stehenden Blütenteilen der Paronychia um dieselben Organe handelt wie bei den alternisepalen großen Rudimenten von Herniaria, die wir als Staminodien ansprechen mußten. Könnte einmal an einem der Rudimente von Paronychia ein Antherenrest gefunden werden, was bisher nicht gelungen ist, so wäre ihre Staminalnatur erwiesen. In diesem Falle wäre anzunehmen, daß von den beiden alternisepalen Kreisen der typischen, fünfkreisigen Blüte der Petalkreis ganz abortiert, der epipetale nur rudimentär geworden sei. Vorderhand aber dürften gegen die Formel K_5C_5 rud. $A_5G\underline{(2)}$ und das Diagramm **136** keine starken Bedenken vorliegen.

Siphonychia.

Die an Siphonychia americana und Siphonychia diffusa studierte Blütenentwicklung lehrt, daß fünf Kelchblätter, fünf Kelchstaubblätter und zwei Fruchtblätter angelegt werden, ohne daß die Spur eines alternisepalen Höckers zu bemerken wäre (vgl. Fig. **137**). Erst spät stellen sich wie bei Paronychia, Anychia und Gymnocarpon zwischen bzw. außerhalb der Kelchstamina kleine Rudimente ein, die aus den oben erläuterten Gründen mit großer Wahrscheinlichkeit als verspätete Kronblätter anzusprechen sind (vgl. Fig. **138**). Die Mikropyle, anfangs nach oben, später nach unten gewendet, schaut bei der reifen Samenanlage schräg nach oben, nachdem sie im ganzen einen Vierfünftelkreis beschrieben hat. Blütenformel und Diagramm (**136**) sind die gleichen wie bei der vorhergehenden Gattung.

Sclerocephalus.

Die an Sclerocephalus arabicus untersuchte Blütenentwicklung gleicht durchaus der von Siphonychia, nur daß die Petalrudimente noch kleiner bleiben. Blütenformel und Diagramm (**136**) von Siphonychia gelten daher auch für Sclerocephalus. Interessant ist die Form der einzigen Samenanlage, die auf sehr langem, bandartigem Funiculus unter üblichem, einseitigem Flankenwachstum schließlich die Form annimmt, die in Fig. **139** abgebildet ist. Die Mikropyle

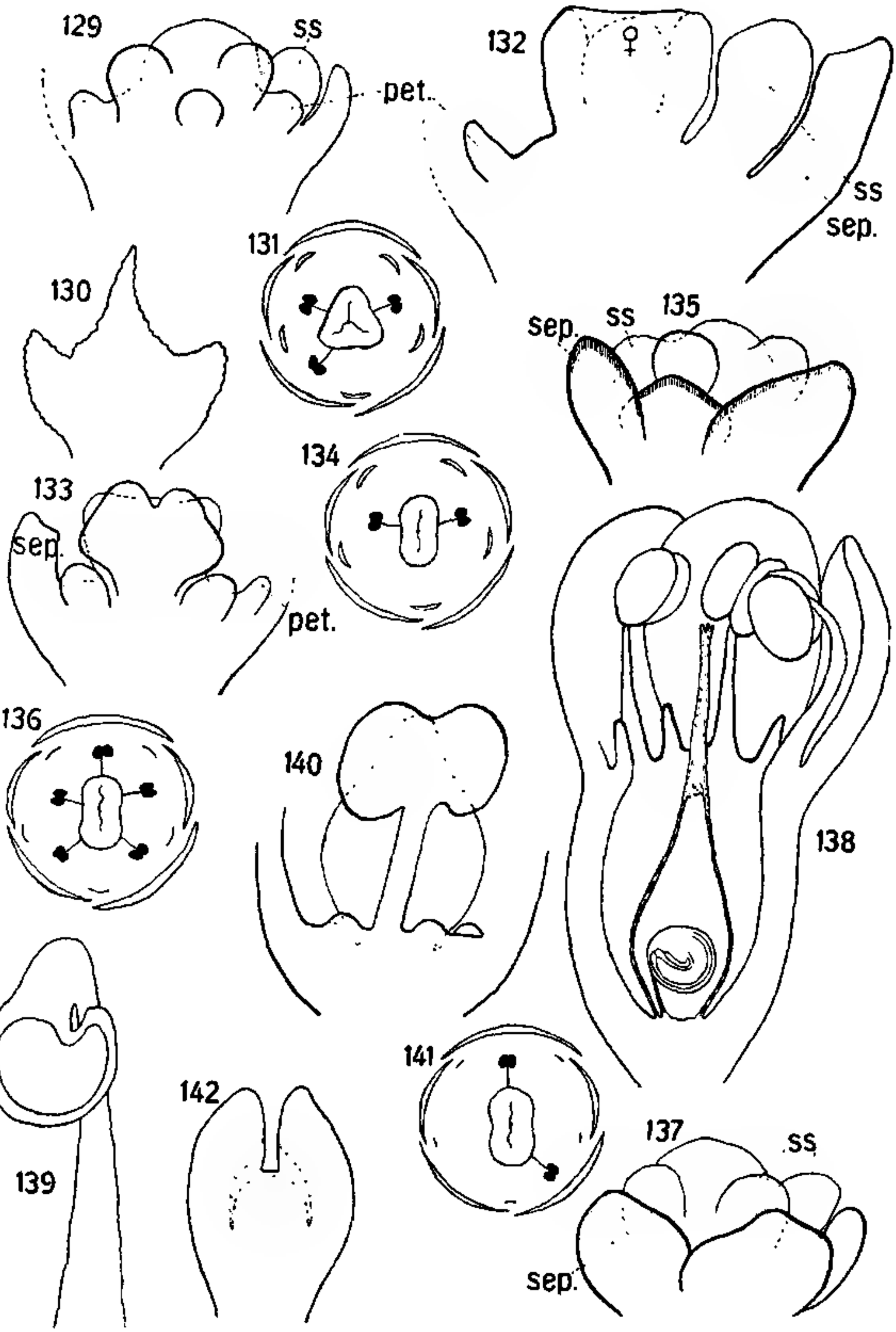


Fig. 129. Corrigiola litoralis. 130, 131. Acanthonychia ramosissima (130 Kronblatt). 132—134. Illecebrum verticillatum. 135, 136. Paronychia serpyllifolia. 137. Siphonychia diffusa. 138. Siphonychia americana. 139. Sclerocephalus arabicus, Samenanlage. 140, 141. Anychia capillacea 142. Achyronychia Cooperi, junger Fruchtknoten; *ss* Kelchstaubblatt.

schaut also auch hier zuletzt nach oben. Der tief in den Achsenbecher versenkte Fruchtknoten, die dornigen Hochblätter unterhalb des Blütenknäuels, die starren, reich behaarten, zu langen Spitzen ausgezogenen Kapuzenkelchblätter, die relative Armblütigkeit — alles das macht den Eindruck einer stark abgeleiteten, xerophil angepaßteu Pflanze. Das mir vorliegende Material war durchweg stark versandet.

Gymnocarpon.

Die Blütenentwicklung wurde an Gymnocarpon decandrum untersucht. Sie weist große Ähnlichkeit mit der von Paronychia auf. Auch hier werden nach den Kelchblättern keinerlei alternisepale Primordien angelegt, vielmehr tauchen erst nach weitgehender Differenzierung der Kelchstamina zwischen denselben kleine Höcker auf, die später zu langen, schmalen Gebilden auswachsen. Man wäre wiederum versucht, sie einfach für Staminodien zu erklären, wie es Lüders tut, wenn sich jemals der Rest einer Anthere daran fände. Dies ist aber nicht der Fall, obwohl sonst in der Familie der Caryophyllaceen die Rudimente von Kronstaubblättern in allen Übergangs- und Verkümmerungsstadien aufzutreten pflegen; vgl. Scleranthus. Ferner sind die Rudimente bei Gymnocarpon breiter als die Filamente der Kelchstaubblätter. Ihre Oberfläche hat wellig begrenzte, oben schwach papillös vorgewölbte Zellen. Man hat es daher wohl mit Kronblättern zu tun, bei denen die Reduktion mit Verspätung des Sichtbarwerdens gepaart ist. Pax spricht von pfriemenförmigen Blumenblättern. Die Mikropyle ist nach oben gerichtet. Formel und Diagramm sind die gleichen wie vorher (**136**).

Anychia.

Nach den fünf Kelchblättern werden sofort zwei Kelchstaubblätter angelegt. Diese erscheinen so früh, daß es aussieht, als eilten sie sogar den jüngsten Kelchblättern voraus. Erst nachdem die beiden Fruchtblätter mit der einzigen, von ihnen eingeschlossenen Samenanlage wohl differenziert sind, werden an den Stellen des Blütenbodens, wo man die Kronblätter suchen müßte, fünf kleine Höcker sichtbar (vgl. Fig. **140**), die im späteren Wachstum der Blüte wieder verschwinden. Diese als verspätete Petalrudimente deutbaren Höcker wurden in allen Blüten wahrgenommen. Die Formel heißt also K_5C_5 rud. $A_2G\underline{(2)}$ und das Diagramm muß mit geringer Abänderung des von Eichler und Lüders gegebenen wie in Fig. **141** gezeichnet werden.

Anychia weicht nun von allen anderen Caryophyllaceen, die einen minderzähligen Kelchstaubblattkreis haben, insofern ab, als die beiden persistierenden Staubblätter gerade vor die ältesten Kelchblätter fallen. Da die beiden Fruchtblätter median stehen, sind alle Sporophylle fast in einer Linie übereinander angeordnet, statt, wie verständlicher wäre, sich mit Alternation über Kreuz zu stellen. Die Kontakttheorie versagt hier durchaus. Ein Grund für die abweichende Stellung der Staubblätter ist schwer einzusehen, auch braucht, wie Goebel (1900, pag. 718) sagt, eine „solche Gegenüberstellung an und für sich keine Erklärung; wenn die Verhältnisse am Vegetationspunkt dafür geeignet sind, ist sie — vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus — genau ebenso berechtigt wie die Alternanz der Quirle". Bei Anychia ist der Blütenboden breit genug, und die opponierten Höcker belästigen sich nicht. Sucht man aber nach der zweifellos vorhandenen Ursache der Anomalie, so kann vielleicht der Gesamtaufbau der Blütenregion herangezogen werden. Während bei anderen Caryophyllaceen die Achse der Achselsproßblüten sich kaum streckt, wächst sie bei Anychia stark in die Länge. Jede Blüte steht so statt zwischen zwei kleinen, tieferen Blüten zwischen zwei großen Stengeln, und es ist möglich, daß durch den starken Nährstoffverbrauch an beiden Flanken, also auf Seite der jüngsten Kelchblätter eine laterale Ausbildung der Staubblätter verhindert, eine mediane dagegen zugelassen wird. Die starke Streckung der Achse in der Blütenregion ist vielleicht auch die Ursache, weshalb von gewisser Höhe an ein Vorblatt schwindet, und zwar das untere α-Blättchen, wie bereits Wydler (1851) und Eichler bemerkten. Wie stark der Aufbau des Infloreszensgerüstes auf Primärblüten rückwirken kann, zeigt das von Goebel (1913, pag. 100) angeführte Beispiel von Begonia vitifolia, wo durch das starke Wachstum der verzweigten Achse die Primärblüten ganz ausgehungert werden.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch bei Anychia die kampylotrope Samenanlage auf langem Funiculus so angeheftet ist, daß zuletzt sowohl Chalaza wie Mikropyle schräg nach oben schauen.

Achyronychia.

Das an Achyronychia Cooperi und Achyronychi Parryi bewirkte Studium der Blütenentwicklung hatte in Kürze folgendes Ergebnis. Nach den fünf Kelchblättern treten fünf Kronblätter am äußersten Rand des noch verfügbaren Blütenbodens auf (vgl. Fig. **145**). Sodann wird das bei Achyronychia Cooperi meist einzige Staubblatt angelegt, das den Platz vor Kelchblatt *5* oder *4* bevorzugt. Auch

zwei Staubblätter wurden beobachtet, wiederum nur vor den jüngsten Kelchblättern. Achyronychia Parryi hat fünf Staubblätter. Endlich folgen die beiden median gestellten Fruchtblätter. Die Entwicklung des Fruchtknotens ist in Fig. **142—144** abgebildet. Achyronychia Cooperi hat zwei, Achyronychia Parryi drei Samenanlagen, von denen nach meinen Beobachtungen immer nur eine zur völligen Reife gelangt, obwohl alle eine Zeitlang mitwachsen. Eine Mittelsäule war nicht zu sehen. Ziemlich spät tritt Perigynie ein, die den Fruchtknoten allmählich tief mittelständig macht. Von Interesse ist nun das Verhalten der Kronblätter. Während sie bei Achyronychia Parryi einheitlich bleiben, differenzieren sich bei Achyronychia Cooperi nach und nach drei Zipfel heraus, wie die Fig. **146—151** zeigen. Die Dreizipfligkeit der Kronblätter teilt diese Art mit den Gattungen Pollichia (Fig. **154**) und Acanthonychia (Fig. **130**), nur daß bei diesen die Zipfel nicht so lang werden. Der Mittelzipfel ist stets der längste. Lüders erklärt die drei Zipfel für Staminodien, die durch Dédoublement aus der Anlage eines Staminodiums hervorgegangen seien. Ist es schon merkwürdig, wenn eine in Reduktion begriffene Anlage mit solcher Regelmäßigkeit und stets in Fünfzahl sich verdreifachen soll, so lehrt die Entwicklungsgeschichte vollends deutlich, daß es sich hier um Kronblätter handelt. Denn sie werden nach Zeit und Ort als solche angelegt und sind homolog den bei anderen Achyronychia-Arten stets als Kronblätter anerkannten Gliedern. An Pollichia erinnert Achyronychia auch durch die fast geraden Embryonen, durch die starke Mittelständigkeit des Fruchtknotens und durch die spätere starke Wucherung der Diskusgegend. Daß für diese, die den Verschluß des Achsenbechers zu bewirken hat, Baumaterial in Form von Schleim oder sonst quellbarer Substanz frühzeitig bereit liegt, kann man leicht erkennen. Behandelt man junge Blüten mit verdünnter Kalilauge, so sieht man rings um den noch rein oberständigen Fruchtknoten mächtige Schleimbasen sich aufwölben, die, weil sie sich besonders vor den Kronblättern erheben, fast den Eindruck epipetaler Blütenglieder machen.

Pollichia.

Von dieser Gattung stand P. campestris lebend zur Verfügung. Fünf Kronblätter werden normal angelegt, als einfache Primordien erscheinend, wie in Fig. **145** für Achyronychia gezeichnet ist. Die Perigynie tritt ziemlich früh ein (vgl. Fig. **152**). Zuletzt stehen die Kronblätter als kleine Lappen am Rande des Blütenbechers (Fig. **153** links oben). Ihr

späterhin dreizipflicher Umriß ist in Fig. 154 gezeichnet. Man erkennt die Ähnlichkeit mit einer gewissen Entwicklungsstufe der Achyronychia-Kronblätter. Über die Stellung des einen Staubblattes findet sich bei Lüders die Angabe, es stehe stets vor dem ersten, also ältesten Kelchblatt. Mit diesem Verhalten würde Pollichia vom Caryophyllaceentypus stark abweichen, weil, abgesehen von Anychia, überall

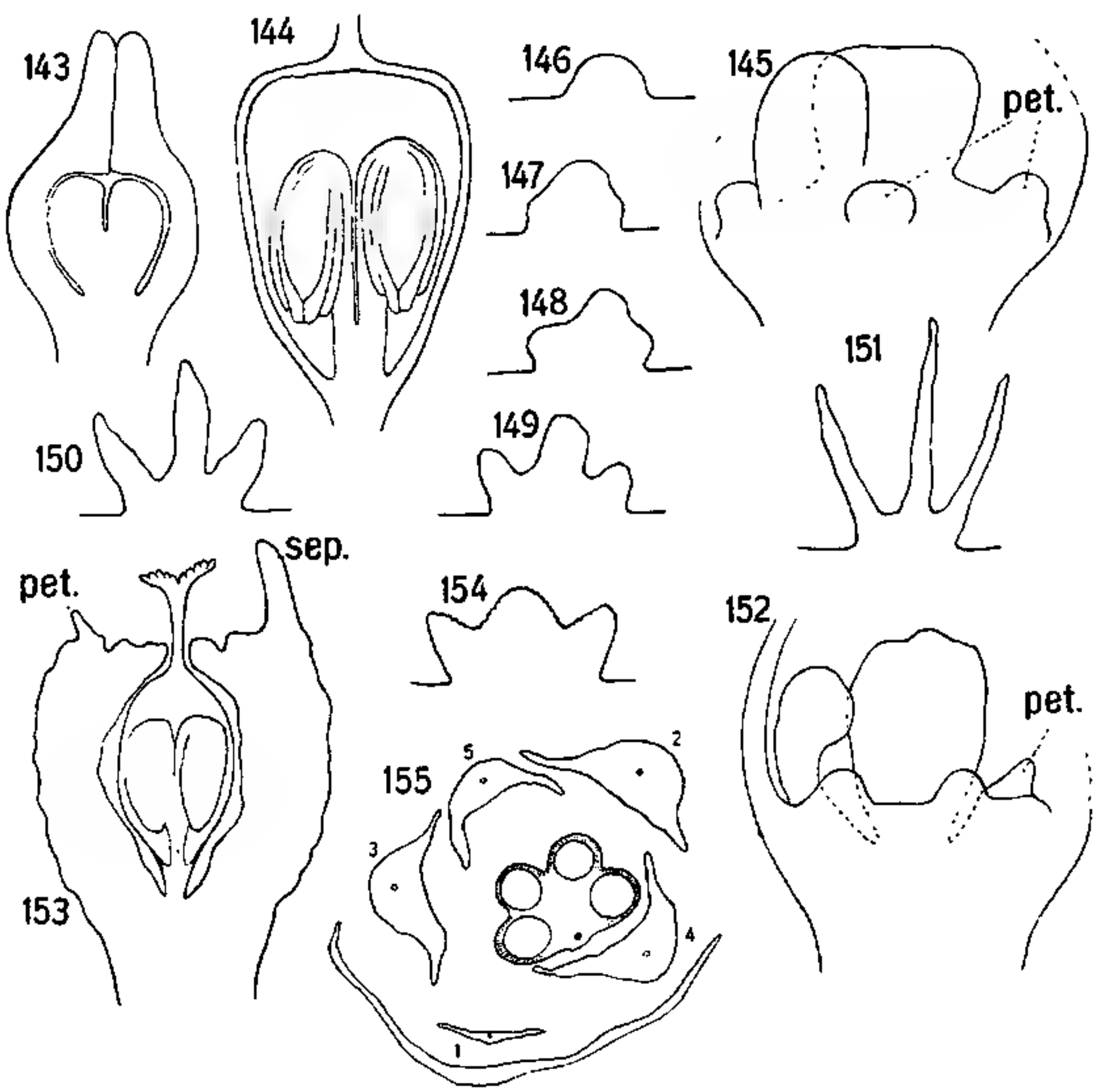


Fig. 143—151. Achyronychia Cooperi (143, 144 Fruchtknoten, 145 junge Blüte ohne die Kelchblätter von der Seite, 146—151 Entwicklung des Kronblattes).
152—155. Pollichia campestris (154 Kronblatt, 155 Blütenquerschnitt).

die Staubblätter vor den ältesten Kelchblättern zuerst abortieren. Genaue Untersuchung ergab, daß auch bei Pollichia das eine Staubblatt vor Kelchblatt 5 oder 4 steht. Das dichte Blütenknäuel ist genau nach der Regel aufgebaut. Die Terminalblüte trägt in den Achseln ihrer Vorblätter je eine Blüte, diese trägt ihrerseits weitere und so fort. Das Unterbleiben jeglichen Stengelwachstums macht das Ganze etwas

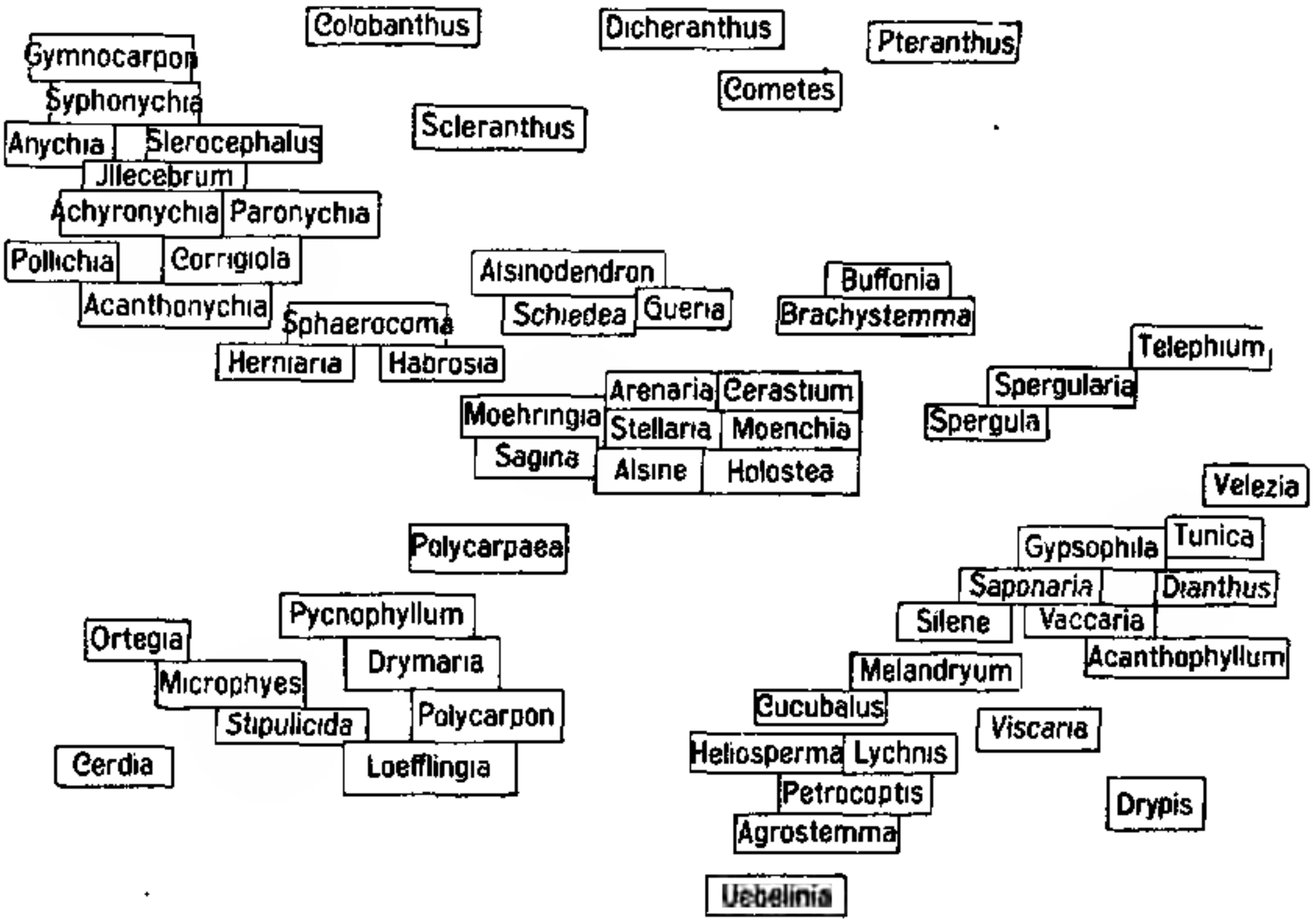
unübersichtlich. Jede Blüte hat infolge starker, seitlicher Behinderung einen Querschnitt nach Form eines stumpfen, gleichschenkligen Dreiecks. An den beiden Schenkeln, an die sich die subordinierten Achselsproßblüten anschmiegen, stehen die Kelchblätter 4 und 5. Kelchblatt 1 ist das kleinste von allen und sehr tief inseriert. Die Kelchblätter 4 und 5 sind stets am mächtigsten entwickelt und haben wohl daher den erwähnten Autor verführt, sie für die anderswo bevorzugten ältesten Kelchblätter zu halten. Fig. **155** zeigt einen durch die Antherengegend einer Blüte geführten Querschnitt. Das Staubblatt steht vor Kelchblatt 4. Kelchblatt 1 ist wegen seiner tiefen Stellung nur an der obersten Spitze getroffen. Das Gynäceum besteht aus zwei median gestellten Fruchtblättern, die je eine Samenanlage einschließen. Der anfangs oberständige Fruchtknoten wird später tief mittelständig. Der ihn umgebende Teil des Blütenbodens wächst bedeutend (vgl. Fig. **153**) und schließt ihn zuletzt völlig ein. Der stark in die Breite wuchernde Diskus läßt nur für den Griffel eine sehmale Öffnung. Das Diagramm ist aus Fig. **155** unter Ergänzung der Fruchtblätter zu entnehmen. Es entspricht dem Diagramm Fig. **112**. Die Blütenformel lautet $K_5C_5A_1G(^2)$.

III.

Was man auf Grund der Tatsachen des Experiments und der Entwicklungsgeschichte über die Verwandtschaft der Caryophyllaceen-Gattungen unter sich mit aller Vorsicht aussagen kann, ist versuchsweise durch nebenstehendes Schema angedeutet. Man kann dasselbe als Horizontalschnitt durch die Krone des Caryophyllaceen-Stammbaums auffassen. Damit ist, dem Mangel exakter Beweise entsprechend, über die Abstammung der Formen nur sehr Bedingtes gesagt, immerhin aber das ausgedrückt, was über den relativen Zeitpunkt der Kongruenz der Ahnenreihen durch eben jene Tatsachen wahrscheinlich gemacht wird.

Wenn die mit fünfkreisigen Blüten ausgestatteten Caryophyllaceen als Mittel- und Ausgangspunkt aller anderen Formen angenommen werden, so ist das eine bereits von Eichler, Goebel, Pax und Warming vertretene Anschauung. Sie stützt sich auf die Tatsache, daß Formen mit sogenanntem ärmeren Diagramm, also vier- und dreikreisige Blüten, minderzählige Andröceen und Gynäceen usw. oft als Varianten der Gattungen mit fünfkreisigen, durchweg isomeren Blüten, selbst innerhalb solcher Arten vorkommen. Sie stützt sich auf die weitere Tatsache, daß in den ärmeren Blüten diejenigen Glieder, deren Unterdrückung (Schwinden, Abortus) angenommen wird, oft als Rudimente sichtbar werden.

Dem gegenüber ist es unter dem Einfluß neuerer Systeme üblich geworden, die einfachen Formen als primitive zu betrachten, von denen die reicheren abzuleiten seien. Nicht ganz klar äußert sich Wettstein (1911) über das Problem. Er nennt die Caryophyllaceen ein „Endglied der Centrospermenreihe, in welcher es durch Umwandlung eines Teiles der Staubblätter in Korollblätter zu einem doppelten Perianthium" gekommen ist. In der schematischen Übersicht der Blütendiagramme (pag. 533) wird zwar das fünfkreisige Viscaria-Diagramm durch genetische Linie vom gleichfalls fünfkreisigen Stegnosperma-Diagramm (Phytolaccaceen) abgeleitet. Aber beide Diagramme



Verwandtschaftsschema der Caryophyllaceengattungen.

sind innerhalb ihrer Familie ans Ende gestellt. Man darf daher wohl Wettsteins Standpunkt dahin präzisieren, daß er die einfachen Caryophyllaceen für die primitiven hält. Die gleiche Ansicht vertritt Engler (1909), der im Syllabus von den Caryophyllaceen sagt: „Blüte zyklisch, heterochlamydeisch oder apetal, . . . diplostemon, seltener haplostemon" . . . Gemäß der in der Einleitung zum Syllabus gegebenen Erklärung der Ausdrücke apetal und apopetal bedeutet das, die kronblattlosen Caryophyllaceen besäßen *noch* keine Korolle, bzw. hätten nie eine solche besessen. Eingehender wird in den systematischen Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm von Lüders (1907) der Standpunkt vertreten,

daß die ursprünglichen Caryophyllaceen-Blüten aus vier Kreisen, einem Kelchblattkreis, zwei alternierenden Staubblattkreisen und einem Fruchtblattkreis bestehen. Aus ihnen haben sich 1. die noch einfacheren dreikreisigen Formen unter Verlust eines Staubblattkreises, 2. die fünfkreisigen in der Weise entwickelt, daß seriales Dédoublement des äußeren Staubblattkreises eintrat, wobei die inneren Spaltprodukte Staubblätter blieben, die äußeren zu Kronblättern wurden. Hiernach wären die Scleranthoideen die ursprünglichsten Gattungen. Von ihnen führt der Weg einerseits über Habrosia zu den Alsineen und Sileneen, andererseits zu den Polycarpoideen, Paronychioideen usw. Die Methode, die zu solchen Ergebnissen führte, ist die, daß die Diagramme ausgewachsener Blüten gezeichnet, verglichen und in eine Reihe angeordnet werden. Welcher Wert dieser Methode beigemessen wird, ist aus den Worten Lüders zu sehen, wo es (über Habrosia pag. 16) heißt, daß nicht einmal Tatsachen der Entwicklungsgeschichte, also reale, sichtbare Dinge, die auf vergleichend morphologischem, also theoretischem, Wege gewonnenen Anschauungen würden korrigieren können.

Indessen liegen die Mängel dieser Methode auf der Hand. Sie weiß nichts über die Reihenfolge der Entstehung der Blütenglieder zu sagen. Die einzelnen Kreise im gezeichneten Diagramm abzuzählen und so zu beziffern, ist ein willkürliches Verfahren. Bei Scleranthus zum Beispiel sagt Lüders: Die Anordnung der Staubgefäße des zweiten (— inneren —) Kreises wird durch diejenige des ersten (— äußeren —) Kreises in regelmäßiger Alternanz derart bestimmt, daß die dédoublierten Glieder jeweils als einheitliches Organ für den Anschluß des folgenden Kreises maßgebend sind. In Wirklichkeit tritt dieser „folgende“ Kreis zuerst auf, und der von Lüders als erster bezeichnete äußere Staminalkreis ist zeitlich der zweite. Offenbar haben doch, wenn es sich um den sukzessiven Anschluß neuer Blütenkreise handelt, Bezeichnungen wie erster, zweiter, dritter nur zeitlich gefaßt einen Sinn. Das Beste ist, bei den Caryophyllaceen weder erster und zweiter, noch auch äußerer und innerer, sondern Kelch- und Kronstaubblattkreis zu sagen und sich dabei zu merken, daß die Kelchstaubblätter stets früher und — außer bei einigen Silenoideen — weiter innen bzw. höher stehen als die Kronstaubblätter. Man erkennt an diesem Beispiel, wie der subjektive Vergleich irgendwelcher fertiger, morphologischer Verhältnisse zu Deutungen der Genese führen kann, die rein formaler Logik entspringen und den tatsächlichen Geschehnissen zuwider laufen.

Zeigt schon dieses Beispiel, daß der Vergleich von Diagrammen die Verwandtschaft von Blüten kaum zu erhellen vermag, so versagt die Methode vollends in allen den Fällen, wo abortierende Glieder an der jungen Blüte angelegt werden, aber nicht weiter wachsen oder im allgemeinen Wachstum des Blütenbodens aufgehen. Daß die Feststellung solcher Rudimente für die Einsicht in Verwandtschaftsverhältnisse von allergrößter Wichtigkeit ist, kann nicht bezweifelt werden. Im zweiten Teil der Abhandlung wurden solche Rudimente, von denen die Diagramme nichts wissen, mehrfach entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen.

Drittens führt die vergleichende Methode zu falschen Meinungen über den Charakter größerer Rudimente. Sie ist zum Beispiel geneigt, alles Spitzliche und Pfriemliche in der Staminalgegend für Staminodien anzusehen. Zuweilen wird ein und dasselbe — homologe — Ding in der einen Art Kronblatt, in der anderen Staminodium genannt. Die Ansicht, daß bei den Caryophyllaceen ein Organ bald Petal-, bald Staminalcharakter annehmen könne, dürfte an zahlreichen Beispielen im zweiten Teil der Abhandlung endgültig widerlegt sein. Die Reihenfolge Kelchblatt → Kronblatt → Kelchstaubblatt → Kronstaubblatt → Fruchtblatt bleibt unverändert, und insbesondere Kronblatt und Kronstaubblatt sind, unbeschadet engster Paarung im Sinne Goebels, nach Zeit und Ort ihres Auftretens streng geschieden. Viele Abbildungen haben dies veranschaulicht und gezeigt, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte genaue Feststellungen ermöglicht, wo der Vergleich fertiger Blüten nur zu Mutmaßungen führt.

Die vergleichende Methode vermag aber nicht nur über die Rudimente der Caryophyllaceen-Blüten, sondern auch über die Stellung ihrer normalen Organe nichts exactes zu sagen. Zum Beispiel die Entscheidung, ob Obdiplostemonie vorliegt, wird sie nur dann richtig fällen, wenn zufällig auch in der ausgewachsenen Blüte gut ausgeprägte Obdiplostemonie vorliegt. Das Studium der Blütenentwicklung dagegen zeigt die verschiedene Insertionshöhe der Primordien auch in den Fällen, wo in der fertigen Blüte ein solcher Unterschied kaum nachweisbar ist.

Eine weitere Gefahr der vergleichend morphologischen Methode beruht darin, daß sie in dem Bemühen, Sprünge der progressiven Diagrammreihe zu erklären, Entwicklungsgesetze aufstellt, die aus rein formalen Erwägungen hergeleitet sind. Eine solche a priori-Konstruktion ist zum Beispiel das seriale Dédoublement, durch welches Kronblatt und Kronstaubblatt der fünfkreisigen Caryophyllaceen aus dem äußeren Staminalkreis der vierkreisigen soll entstanden sein. Wiederum ist an

zahlreichen Beispielen, die zu wiederholen unnötig ist, entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen, daß die genannte Theorie sich auf keine tatsächlichen Vorgänge am Blütenvegetationspunkt stützen kann. Kronblätter und Kronstaubblätter entwickeln sich zwar räumlich nah beieinander, aber mit großem Zeitunterschied, indem zwischen ihre Anlegungszeiten ein gutes Stück Kelchstaminalentwicklung fällt. Wie soll weiter nach der Theorie erklärt werden, wenn von beiden Spaltprodukten nur eins auftritt, z. B. das Kronblatt, der Platz für das Staubblatt aber leer bleibt, höchstens zuweilen ein Rudiment aufweist. Zweifellos würde man auch hierfür eine Erklärung finden, — aber wieviel zwangloser und vor allem den Tatsachen entsprechend erklärt sich das alles durch die Annahme von ursprünglich fünf Kreisen, deren Reduktionsstufen in den einfacheren Blüten vorliegen.

Ist es so gewiß, daß sich kein alternisepales Primordium der heutigen Caryophyllaceen in zwei radial gestellte Höcker zerlegt, wie es bei Dédoublement sein müßte, so könnte jemand einwenden, daß der fragliche Vorgang dennoch in der Phylogenese einmal stattgefunden und der fünfkreisigen Blüte den Ursprung gegeben habe. Das ist aber eine ganz vage Hypothese, für die heute weder Beweis noch Gegenbeweis vorliegt. Hier genügt es, wahrscheinlich zu machen, daß die heutigen Caryophyllaceen sich sämtlich aus fünfkreisigen Formen entwickelt haben, und daß unsere fünfkreisigen die ursprünglichsten Formen sind, die jetzt existieren. Wie sie ihrerseits entstanden sind, bleibt außer Betracht. Wie die Caryophyllaceen in die Centrospermenreihe einzuordnen sind, insbesondere ob die Entwicklung von den Phytolaccaceen zu den Caryophyllaceen oder umgekehrt geführt hat, muß vorerst unerörtert bleiben.

Eine Hauptstütze der Anschauung, daß die Caryophyllaceenreihe eine Reduktionsreihe ist, beruht auf dem im ersten Teil geführten Beweis, daß man die Stellaria media — als Typus einer fünfkreisigen Form — künstlich reduzieren kann, und daß ihre Reduktionsstufen, inbegriffen das Schwinden der Teile, das Auftreten von Rudimenten usw., sich zu einer Reihe ordnen, die sich vollkommen deckt mit den Reduktionsstufen der ganzen Caryophyllaceenreihe, wie sie im zweiten Teil der Abhandlung entwicklungsgeschichtlich erschlossen wurde. Wir haben gesehen, wie diejenigen Blütenglieder, die z. B. einer Stellaria verloren gehen, wenn sie zur Reduktion schreitet, dieselben sind, die bei den Formen mit armem Diagramm überhaupt vermißt

werden. Wiederum dieselben Glieder sind oft auf jungen Entwicklungsstadien der Blüten nachweisbar, auch wenn später keine Spur von ihnen zu sehen ist.

Ordnet man unter Zugrundelegung dieser Ergebnisse die Reihe der Caryophyllaceen, so sind die Alsineen im engeren Sinne die primitivsten Formen. Es sind die im Zentrum unseres Stammbaumquerschnittes stehenden Gattungen. Unter ihnen befinden sich mit Stellaria, Arenaria, Cerastium, Alsine die größten Kosmopoliten. Ausgestattet mit der zähen Lebenskraft der Unkräuter, scheinen sie auch durch die selbst unter Caryophyllaceen sonst unerreichte Variabilität und Plastizität der Blüten sich als diejenigen Formen auszuweisen, die den alten Familientypus am reinsten überliefert, zugleich allen den Formen, die wir heute um sie herum gruppieren, den Ursprung gegeben haben. Ermißt man die Starrheit, mit der die meisten anderen Caryophyllaceen ihre Blütenform ontogenetisch reproduzieren, so wird man den leicht veränderlichen Alsineen die Fähigkeit zutrauen, noch heute neue Linien abzuspalten. Vielleicht ist die apetale Stellaria eine solche, unter dem Zwang äußerer Umstände sich eben fixierende Art.

Unstreitig minder primitiv sind die um Silene gescharten Formen. Die vordem freien Kelchblätter verwachsen, die Pflanzen werden armblütiger, statt beider Vorblätter ist oft nur eins fertil, oft zeugt nur eine Endblüte „von der Reduktion reichblütiger Blütenstände“ (Pax, l. c.) Gegenüber den offenen, einem größeren Besucherkreis zugänglichen Alsineenblüten „reservieren die röhrenförmigen Blüten der Sileneen ihren tief verborgenen Honig einem beschränkten Kreis“, insbesondere Schmetterlingen. Die bei Alsineen nur zuweilen vorhandene Dichogamie wird bei den Sileneen zur Regel (Schulz, l. c.) Geschlechtsdimorphismus kommt bei Alsineen gewissermaßen als Variante vor, bei Sileneen ist er häufig und konstant.

Innerhalb der Silenegruppe finden Reduktionen statt, die mit den Reduktionstendenzen der Alsineen parallel gehen. Es gibt mikropetale und apetale Formen, eingeschlechtige Blüten mit Rudimenten des fehlenden Geschlechts. Die Diantheen vermindern die Fruchtblattzahl von ursprünglich fünf auf zwei, wobei Rückschläge vorkommen. Uebelinia hat nur fünf Staubblätter, kleine Kronblätter und eine verminderte Zahl von Samenanlagen an reduzierter Mittelsäule. Auch Velezia zeigt die für die Caryophyllaceen charakteristische Schwäche der Petalsektoren. Die Kronstaubblätter sind selten fünf-, meist minderzählig. Die Zahl der Samenanlagen ist reduziert. Drypis vollends

hat gar keine Kronstamina und nur zwei Samenanlagen, von denen eine reift.

Eine kürzere Reihe mit gleichen Reduktionstendenzen geht von der noch ganz alsinoiden Spergula über Spergularia zu Telephium. Auch hier gehen die Kronstamina schließlich verloren, und der Fruchtknoten wird reduziert.

Brachystemma und Buffonia verhalten sich normal, die Zahl der Fruchtblätter und die der Samenanlagen ist gesunken, Buffonia kann durch Schwinden der Kronstamina vierkreisig werden und sogar den Kelchstaubblattkreis etwas reduzieren.

Die fünfkreisige Queria charakterisiert sich in ihrer Blütenentwicklung ganz als Alsinee. Andererseits ist zu beachten, daß ihre Blüten gern zu dreien beisammen stehen, von starren, mehrfach verzweigten Sprossen begrenzten Wachstums umschlossen, ganz ähnlich wie es bei Cometes und Pteranthus der Fall ist. An letztere erinnert ferner die Einsamigkeit, die Verhornung des Blütenbodens, die öftere Verkümmerung der Seitenblüten und der Zusammenschluß der Staubblattbasen zu einem Ringe.

Es sei nunmehr daran erinnert, daß sich unter den Alsineen im engeren Sinn die Schwäche der Petalsektoren auf zweierlei Weise offenbart. Die einen, wie Stellaria, Arenaria, reduzieren zuerst die Kronstamina, die anderen, wie Sagina, Moehringia zuerst die Kronblätter. Schiedea und Alsinodendron sind Alsineen im weiteren Sinne, bei denen der zweite Fall stark in Erscheinung tritt. Sie haben noch beide Staubblattkreise, aber keine Kronblätter mehr. Einen Schritt weiter geht Scleranthus. Auch hier sind beide Staminalkreise vorhanden, die Kronblätter geschwunden. Dazu wird der Fruchtknoten nahezu unterständig und einsamig. Das Typische bei dieser Gattung liegt darin, daß der Kronstaminalkreis stets vollzählig ist, während die Kelchstaubblätter bis auf zwei schwinden können. Eine mit soviel Merkmalen sekundären Charakters und einseitiger Entwicklung ausgestattete Gattung an den Anfang der ganzen Reihe zu stellen, ist nicht angängig. Viel aussichtsreicher ist der neuerdings von Vierhapper (l. c.) gemachte Versuch, Scleranthus in direkte Gefolgschaft der Alsineen zu bringen, wie es auch hier geschieht.

Wird der bei Scleranthus auf Zweizahl reduzierte Kelchstaubblattkreis auf Eins oder gar Null gebracht, so hat man den Typus von Colobanthus. Damit ist aber ein Diagramm erreicht (Fig. 89), das gar nicht mehr caryophyllaceenartig aussieht. Vielleicht stellt man die Gattung doch besser zu den Portulaccaceen, wie schon Fenzl

tat. Sie würde immerhin hier wie dort ein Außenseiter bleiben. Die Zuteilung einer solchen interfamiliaren Gattung erscheint belanglos.

Dagegen gehören Cometes, Pteranthus und Dicheranthus zweifellos in die Gegend von Queria, Schiedea und Alsinodendron. Der Fruchtknoten ist reduziert, bei Cometes fehlen die Kronstamina, bei den anderen die Kronblätter. Ob die drei Gattungen unter sich eng zusammengehören, wird von Vierhappner mit Recht bezweifelt.

Ein anderer an der Hand von Rudimenten verfolgbarer Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit erfolgt innerhalb der Gattung Polycarpaea, wie im zweiten Teile ausführlich besprochen. Es schwinden die Kronstaubblätter, die bei den anderen sogenannten Polycarpoideen restlos abortieren und sich höchstens durch einen leeren Platz am Vegetationskegel in Erinnerung bringen. Die Progression erfolgt innerhalb der Gruppe unter Abort der Kelchstaubblätter bis auf eins, Verminderung der Fruchtblattzahl auf zwei, verbunden mit perigyner Versenkung, und läßt endlich im extremen Fall (Cerdia, Ortegia) auch die Kronblätter bis auf winzige Rudimente schwinden.

Eine Übergangsgattung, Polycarpaea vergleichbar, ist auch Habrosia. Sie verdient mehr als z. B. Buffonia oder Schiedea den Namen einer Alsinee. Die Kronblätter sind wohl ausgebildet, die Kronstamina nur zuweilen; zwischen den beiden Fruchtblättern steht eine wohlerhaltene Mittelsäule. Wie bei einer Verschiedenheit aller wichtigen Glieder diese Gattung mit Scleranthus vereinigt werden konnte, erscheint rätselhaft. Um nur eine kurze Parallele zu ziehen, sei verglichen:

	Scleranthus	Habrosia
Petala:	keine	stets fünf
Kelchstamina:	meist zwei	stets fünf
Kronstamina:	stets fünf	selten fünf
Gynäceum:	wird unterständig	bleibt rein oberständig
Mittelsäule:	fehlt	wohl ausgebildet
Samenanlagen:	eine	zwei
Mikropyle:	nach oben	nach unten
Pollen:	Pentagondodecaeder mit je einer großen Pore auf jeder Fläche.	typischer runder Pollen mit kleinen Poren.

Nahe Habrosia steht Sphaerocoma. Einen Übergang von Fünf- zu Vierkreisigkeit stellt auch Herniaria dar, wo an der Außenseite der Kronstaminodien zuweilen Pedalrudimente auftreten. Alle anderen, sonst mit Herniaria vereinigten sogenannten Par-

onychieen sind rein vierkreisig unter Abort der Kronstamina. Auch in dieser Gruppe werden schließlich die Kronblätter immer unansehnlicher, verspäten sich bisweilen im Anftreten, und die Kelchstaubblätter schwinden bis auf eins (Polichia).

Kurze Übersicht der Hauptergebnisse.

Stellaria media besitzt außer der ihr eigenen, erblichen Variabilität des Andröceums und Gynäceums, die von äußeren Bedingungen unabhängig zu sein scheint, eine Veränderlichkeit der Blütenstruktur, die als Funktion der Außenbedingungen erwiesen wurde. Die typisch fünfkreisige Blüte kann bis auf Dreikreisigkeit reduziert, die Gliederzahl der einzelnen Kreise vermindert werden. Dies wurde erzielt durch Unterernährung der ganzen Pflanze oder korrelativ durch einseitige Begünstigung des vegetativen Wachstums. Die einzelnen Reduktionsstufen der Stellaria bilden eine Reihe, die sich mit der entwicklungsgeschichtlich erschlossenen Reduktionsreihe der Caryophyllaceen vollkommen deckt. Durch Studium der Blütenentwicklung wurde nachgewiesen, daß bei den Gattungen mit einfachem Diagramm dieselben Glieder abortieren bzw. als Rudimente auftreten, die bei reduzierenden Alsineen wie Stellaria zu schwinden pflegen. Die von manchen Autoren vertretene, auf vergleichend morphologischem Weg gewonnene Anschauung, daß die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm die phylogenetisch älteren seien, ist daher unhaltbar. Vielmehr ist anzunehmen, daß die Formen mit fünfkreisigen Diagrammen, insbesondere die Alsineen, die ursprünglichsten darstellen, von denen aus eine Entwicklung reduktiver Natur zu den Formen mit einfachem Diagramm geführt hat, ganz analog dem Reduktionsvorgang, den die Ontogenese mancher Alsineen noch heute erlebt.

Zum Schlusse möchte ich meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Geheimrat von Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit durchgeführt wurde, für seine stete, gütige Anregung und Unterstützung herzlich danken. Ebenso bin ich Herrn Geheimrat Radlkofer für die Überlassung des wertvollen Herbarmaterials aus dem Kgl. Staatsherbarium zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Literatur.

Baillon, H. E., Histoire des Plantes 1887.

Bateson, A., The effect of Cross-Fertilization on inconspicuous flowers. Annals of Botany 1887/88.

Béguinot, A., Ricerche intorno al polimorphismo dell Stellaria media in rapp. alle sue condizioni di esistenza. Studio monographico. Nuovo Giorn. bot. ital. 1910, Vol. XVII.

Bentham and Hooker, Genera plantarum, 1862/67, Vol. I.

Bentham and Mueller, Flora Australiensis, 1863, Vol. I.

Bonnet, E. E., Observations sur la structure anatomique etc. des Paronychiées et Caryophyllacées. Paris 1908.

Celakovsky, L., Morphologische Beobachtungen. Prag 1881. Über ideale und kongenitale Vorgänge der Phytomorphologie. Flora 1884. Das Reduktionsgesetz der Blüten, das Dédoublement und die Obdioplosemtonie. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1894, Bd. III. Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüten. Sitzber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss. 1896, Bd. XI.

Eichler, Blütendiagramme, 1875/78.

Engler, A., Syllabus, 1909, 6. Aufl.

Familler, I., Biogenetische Untersuchungen über verkümmerte und umgebildete Sexualorgane. Flora 1896.

Fisch, E., Beiträge zur Blütenbiologie. Bibliotheca botanica 1899, H. 48.

Garcke, A., Illustrierte Flora von Deutschland, 1912, 21. Aufl.

Goebel, K., Organographie, 1900, Bd II. Über die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Zentralbl. 1904, Bd. XXIV. Über gepaarte Blattanlagen. Flora 1911. Organographie, 1913, Bd. I, 2. Aufl.

Groß, L., Beiträge zur Flora des Maintales. Mitt. d. bad. Landesv. f. Naturk. 1908.

Hegi, G., Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Bd. III.

Jösting, F., Beiträge zur Anatomie der Sperguleen usw. Beih. z. bot. Zentralbl. 1902, Bd. XII.

Klebs, K., Willkürliche Entwicklungsänderungen bei Pflanzen 1903. Über Variationen der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, H. 2.

Lister, G., On the origin of placentas in the tribe Alsineae of the order Caryophylleae. Linn. Soc. Journ. Bot. 1883, Vol. XX.

Lüders, H., Systematische Untersuchungen über die Caryophyllaceen mit einfachem Diagramm. Bot. Jahrb. 1907, Bd. XV, H. 2.

Ludwig, F., Gynodimorphismus der Alsineen. Bot. Zentralbl. 1880.

Martius, C. v., Beiträge zur Kenntnis der natürlichen Familie der Amaranthaceen. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur. 1826, Vol. XIII.

Payer, Organogénie de la fleur.

Pax, F., Die Caryophyllaceen in Engler und Prantls Natürlichen Pflanzenfamilien 1889, Bd. III, 1b.

Reinöhl, F., Die Variation im Andröceum von Stellaria media. Bot. Zentralbl. 1903.

Rohrbach, P., Monographie der Gattung Silene, 1868.

Sabransky, A., Über Stellaria graminea I. Österr. bot. Zeitschr. 1910.

Schaefer, B., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens und der Plazenten. Flora 1890.

Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen. Bibliotheca botanica 1888/90, Heft 10 und 17.

Ders., Das Blühen von Stellaria media. Ber. d. D. bot. Ges. 1906.

Schumann, K., Blütenmorphologische Studien. Pringsheim's Jahrb. 1889. Neue Untersuchungen über den Blütenanschluß 1890.

Schwarze, C., Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche und histologische Untersuchungen reduzierter Staubblätter. Pringsheim's Jahrb. 1914, Bd. LIV.

Vierhapper, F, Die systematische Stellung der Gattung Scleranthus. Österr. bot. Zeitschr. 1907, Bd. XVII.

Vöchting, H., Über Blütenanomalien. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. XXI. Über den Einfluß des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüten. Jahrb. f. wiss. Bot. 1893, Bd. XXV.

Warming, E., Om Caryophyllaceernes blomster. Kopenhagen 1890.

Warming-Möbius, Systematik, 1911. Deutsche Ausgabe, 3. Aufl.

Wettstein, R. v., Handbuch der systematischen Botanik, 1911, 2. Aufl.

Wydler, H., Über die symmetrische Verzweigungsweise dichotomer Infloreszenzen. Flora 1851.

Nochmals: Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen.

Von **O. Loew** und **Th. Bokorny**.

Vor kurzem hat Wisselingh[1]) einen Artikel veröffentlicht, in welchem er seine Behauptung wiederholt, daß die Fällungen durch Basen in Spirogyrazellen lediglich Gerbstoff-Fällungen seien. Der Artikel scheint wesentlich eine Übersetzung eines schon im Jahre 1911 in Holland publizierten zu sein[2]), denn er nimmt gar keine Rücksicht auf unsere inzwischen erfolgte Widerlegung, welche in Flora 1911, Bd. CII, pag. 113 und 1914, Bd. CVII, pag. 111 erschienen ist[3]). Wir müssen daher die Leser, welche in dieser Sache sich ein richtiges Urteil bilden wollen, ersuchen, nach dem Grundsatz: „audiatur et altera pars", unsere Widerlegung in Betracht zu ziehen.

Zur Charakterisierung der Mitteilung Wisselingh's seien hier jedoch noch einige weitere Bemerkungen veröffentlicht. Wisselingh sucht des Langen und Breiten zu zeigen, daß verschiedene organische Basen mit Gerbstoff schwerlösliche Niederschläge geben. Dieses Faktum ist indessen jedem Anfänger in Chemie und Botanik bekannt. Ja schon vor mehr als 80 Jahren war dieses eine bekannte Sache gewesen und es wurde Gerbstoff schon damals benützt, um Alkaloide aus wässerigen Pflanzenextrakten zu fällen und zu isolieren[4]).

Wisselingh scheint nicht zu wissen, daß sich die Verbindungen von Gerbstoff mit Alkaloiden schon in verdünntem Alkohol auflösen, während die Ausscheidungen in den Zellen von Spirogyra schon durch verdünnten Alkohol ihre Löslichkeit in Wasser verlieren und starker Alkohol sie selbst beim Kochen nicht auflöst. Daß die Coffeinproteosomen in Spirogyrazellen nicht gerbsaures Coffein sind, hätte Wisselingh auch aus seiner richtigen Beobachtung schließen können, daß diese Ausscheidungen nach einer gewissen Zeit unlöslich in warmem Wasser werden. Warum hat Wisselingh es versäumt zu prüfen, ob auch das aus Gerbstoff und Coffein in vitro erzeugte Präzipitat allmählich unlöslich wird?

---

1) Beihefte zum Botan. Zentralbl. 1915, Bd. XXXII, pag. 155.

2) Proceedings of the Kgl. Akademie van Wetensch. Amsterdam 1911.

3) Vgl. auch: Über eine labile Eiweißform usw. Biochem. Zeitschr. LXXI, pag. 306; ferner die Schrift: Die chem. Energie der lebenden Zellen, Kap. 6 u. 7, bes. pag. 72.

4) S. Berzelius, Lehrbuch der Chemie, 1837, Bd. VI, pag. 266.

Er konnte kein Eiweiß in den Ausscheidungen nachweisen. Was es damit für eine Bewandtnis hat, geht wohl schon daraus hervor, daß es ihm ebensowenig gelang, in den aggregierten Massen der Droseratentakeln Eiweiß nachzuweisen[1]). Es müßte also nach seinem Befund der Gerbstoff der Aggregation fähig sein! — Obwohl wir wiederholt erwähnt haben, daß die Proteosomen Millon's Reaktion geben, so sei hier doch nochmals betont, daß diese Reaktion sehr schön und klar auf folgende Weise gelingt: Man läßt die Spirogyrafäden in kaltgesättigter Coffeinlösung 5—6 Tage, so daß die meisten Zellen abgestorben und die Proteosomen koaguliert sind. Die Fäden werden dann in Millon's Lösung in einer Proberöhre im Wasserbade 1 Stunde lang erhitzt. Die charakteristische Reaktion ist sowohl makroskopisch wie mikroskopisch ganz klar und überzeugend eingetreten. Was die Biuretreaktion betrifft, so wird sie in gerbstoffreichen Zellen dadurch etwas beeinträchtigt, daß der Gerbstoffgehalt der Proteosomen mit dem angewandten Ätzkali eine gelbe Färbung gibt. — Jedoch gelingt die Gelbfärbung mit Jod und mit rauchender Salpetersäure. Jeder Zweifel muß aber schwinden, durch den Nachweis der Koagulation bei 56°, durch Behandeln mit 20%igem Alkohol und durch verdünnte Säuren.

Da Gerbstofflösungen mit verdünntem Ammoniak keine Ausscheidungen liefern, während Ammoniak bei Spirogyren sogar in einer Verdünnung von 0,001% noch Ausscheidungen hervorbringt, so hilft sich Wisselingh mit der Annahme, daß Kalksalze in den Spirogyrazellen gespeichert seien, und daß das sich bildende gerbsaure Ammoniak den Kalk dieser Salze als gerbsauren Kalk niederschlage. Aber warum hat denn Wisselingh nicht den gespeicherten Kalk mit Oxalsäure nachzuweisen versucht? Wenn man eiweißreiche Spirogyra mit einer 1%igen Lösung von Kaliumoxalat behandelt, so ist in einigen Minuten der Zellkern abgetötet, ein Beweis, daß das Oxalat eingedrungen ist. Aber es zeigt sich weder jetzt noch nach dem später erfolgenden Tod des Zytoplasmas eine Ausfällung im Zellsaft von Kalziumoxalat. Nur in speziellen Fällen kommen Minimalmengen von Kalksalzen in Zellsaft der Spirogyren vor. Auch um gerbsaure Magnesia kann es sich nicht bei jenem Niederschlag handeln, denn Magnesiasalze können in gesunden Zellen niemals gespeichert werden, wenn nicht zugleich Kalksalze vorhanden sind, welche die Giftwirkung der Magnesia paralysieren.

1) Er schreibt pag. 180: „Im Gegensatz zu de Vries gelang es mir auch nicht, die Eiweißnatur der Niederschläge in den Tentakeln von Drosera rotundifolia auf mikrochemischem Wege festzustellen, während ich in denselben leicht Gerbstoff nachweisen konnte."

Es kann nach zahlreichen Beobachtungen verschiedener Autoren kein Zweifel darüber bestehen, daß Gerbstoffe ein häufiges Nebenprodukt sind, einerseits bei der Assimilationstätigkeit in den grünen Blättern andererseits bei der Eiweißbildung. Da zur Eiweißerzeugung in grünen Pflanzen aber wohl stets Glukose als kohlenstoffhaltiges Material dient, so läßt sich also die Gerbstoffbildung allgemein als ein häufig eintretender Nebenvorgang beim Umsatz von Glukose auffassen. Dieser Vorgang dürfte durch alkalische Reaktion[1]) im Zellkern und Chloroplasten begünstigt werden. Wo Speicherung von Eiweiß stattfindet, da ist deshalb auch häufig etwas Gerbstoff vorhanden. In Spirogyrenzellen wechselt dieser Gehalt jedoch ganz bedeutend und während man öfters beim Auskochen von Spirogyra mit Wasser in diesem eine stark blaue Färbung mit Eisenvitriol erhält, wird manchmal gar keine deutliche Spur von Färbung erhalten.

Wisselingh meint, daß, wenn Gerbstoff und Eiweiß gleichzeitig im Zellsaft vorhanden wären, ein Niederschlag von gerbsaurem Eiweiß im Zellsaft vorhanden sein müßte. Diesen Einwand haben wir uns selbst schon vor langer Zeit gemacht und denselben folgendermaßen erledigt: In den lebenden Spirogyrazellen handelt es sich ja nicht um Speicherung gewöhnlichen Eiweißes, sondern es ist eine äußerst labile Form vorhanden, wie sie zum Aufbau der lebenden Materie dienen kann. Diese labile Form verhält sich in vieler Hinsicht radikal verschieden von dem gewöhnlichen passiven Eiweiß und die Folgerung, daß dieses labile Eiweiß nur eine sehr lockere lösliche Verbindung mit Gerbstoff liefern kann, aber nicht eine innige unlösliche, wird dadurch gestützt, daß das lebende Protoplasma sich überhaupt nicht mit Gerbstoff verbindet, obwohl es doch aus Eiweißstoffen aufgebaut ist. Nur totes Protoplasma nimmt etwas Gerbstoff auf, was besonders am Nucleus mit Eisenvitriol sehr schön sichtbar gemacht werden kann. — Beim Absterben der Zellen nun erfolgt bald nach dem Tode auch die Umlagerung des gespeicherten labilen Reserve-Eiweißes zur passiven Form. Diese oft sehr kurze Spanne Zeit zwischen Absterben des Zytoplasmas und Umlagerung des labilen Reserve-Eiweißes reicht hin, dem Gerbstoff das Herausfiltrieren durch das nun sehr porös gewordene tote Zytoplasma zu ermöglichen. Wenn dann die Umlagerung der labilen Eiweißform zur stabilen Form erfolgt ist, ist häufig auch kein oder nur sehr wenig Gerbstoff mehr vorhanden. Immerhin findet man häufig in ab-

---

1) Es ist den Chemikern seit langer Zeit bekannt, daß Glukose beim Behandeln mit Kalilösung u. a. auch etwas Brenzkatechin liefert, das gewissen Gerbstoffe nahe steht.

gestorbenen Zellen eine Trübung oder feinen Niederschlag vor, der mit Eisenvitriol den Gerbstoffgehalt leicht erkennen läßt und kaum etwas anderes sein kann als gerbsaures Eiweiß.

Um jedoch alles gelöste aktive Eiweiß in der Form des gewöhnlichen gerbsauren Eiweißes zu fällen, muß Sorge getragen werden, daß beim Abtöten der Zellen die Umlagerung der labilen Eiweißform rascher erfolgt als der Austritt des Gerbstoffes. Dieses ist uns auch auf folgende Weise gelungen: Man legt eiweißreiche Spirogyrafäden 5 Minuten in 5 ccm einer Mischung einer 10%igen Salpeterlösung mit 1 ccm einer Jodjodkaliumlösung, welche 10% Jodkalium und 2% freies Jod enthält. Das Zytoplasma wird momentan abgetötet und nur in wenigen Zellen entgeht der Tonoplast noch kurze Zeit der Abtötung, denn hier und da ist anomale Plasmolyse zu erkennen. Das eindringende Jod bringt die Umlagerung des gespeicherten labilen Albumins zu passiven rascher zustande, als der Austritt des Gerbstoffes aus den Zellen erfolgen kann, und es entsteht ein überaus kopiöser Niederschlag in den Zellen, der nichts anderes sein kann als gerbsaures Eiweiß; denn er gibt Reaktion auf Gerbstoff mit Eisenvitriol, Reaktion auf Eiweiß mit Millon's Lösung, er ist unlöslich in Wasser und in Alkohol, unlöslich oder schwer löslich in verdünnten Säuren, aber leicht löslich in Ammoniak — genau wie gewöhnliches gerbsaures Eiweiß.

Die von Wisselingh erwähnte Tatsache, daß bei kopulierenden Zellen der Gerbstoffgehalt abnimmt, ist schon vor langer Zeit sowohl von uns, als auch von Büttner und von Pennington beobachtet worden. Gerbstoff nimmt nach unseren Beobachtungen immer dann ab, wenn der Eiweißverbrauch gesteigert wird und Eiweiß sich nicht mehr ansammeln, oder nicht bilden kann, worauf wir längst hingewiesen haben [1]).

Wisselingh schließt aus der mangelhaften Querwandbildung oder Ausbleiben derselben, wenn die Zellteilung in mit Antipyrin behandelten Spirogyrazellen einsetzt, daß Gerbstoff zur Querwandbildung diene. In solchen Zellen, wo der Gerbstoff ausgefällt sei, könne deshalb keine Querwand entstehen. Diesen Schluß halten wir für gänzlich unphysiologisch. Es müßte sehr sonderbar hergehen, wenn statt des Stärkemehls resp. Glukose der Gerbstoff das Material zur Zellulosebildung sein sollte. Das wäre die Kirche ums Dorf getragen. So

1) Daß Gerbstoff unter Umständen — natürlich unter totaler Aufspaltung und teilweiser Oxydation — zur Eiweißbildung dienen kann, haben uns schon vor vielen Jahren Versuche mit Schimmelpilzen klar bewiesen.

arbeiten die Zellen sicherlich nicht, zumal dann in gerbstofffreien Zellen die Zellwandbildung nach anderen Prinzipien stattfinden müßte, als in gerbstoffhaltigen. — Es liegt die Folgerung wohl näher, daß eine, durch Antipyrin halbvergiftete Zelle überhaupt nicht mehr alle Funktionen in normaler Weise ausüben kann. Daß hier die Empfänglichkeit gegenüber solchen Giften bei verschiedenen Organismen etwas verschieden sein kann, ist nicht ausgeschlossen.

Aus den Zeichnungen, welche den Artikel Wisselingh's beigegeben sind, kann man sofort ersehen, daß die von ihm benützte Spirogyra maxima recht arm an aktivem Eiweiß war. Immerhin würden die in diesen Zellen mit Coffein erhaltenen Ausscheidungen manche Reaktion ermöglicht haben, besonders den Nachweis der dreifachen Koagulation (s. oben).

Da so lange Irrtümer in puncto Proteosomen vorkommen können, als Objekte benützt werden, die zu arm an aktiven Albumin sind, so sei hier speziell betont, daß das beste Objekt unter den Algen für diese Versuche Spirogyra majuscula ist, und zwar im Herbst, wenn sie aus Bassins gesammelt wird, welche im Frühjahr gedüngte Erde erhalten hatten. Auch durch Züchtung in Nährlösungen von genügender Verdünnung, besonders wenn durch Weglassung der Phosphate die Zellvermehrung hintangehalten wird, kann in 4—6 Wochen eine sehr bedeutende Anhäufung von aktivem Albumin erzielt werden. Auch ist niedere Temperatur (12—16°) günstiger wie eine höhere, weil sonst verschiedene Parasiten (Chytridien und Pseudospora) in ihrer Entwicklung zu stark gefördert werden. Es verdient besondere Beachtung, daß manche andere Spirogyra-Arten unter denselben Bedingungen und in den gleichen Gefäßen, wie Spirogyra majuscula nur sehr wenig aktives Albumin aufspeichern, wie z. B. Spirogyra nitida. Die Stärke häuft sich hier in Massen an, aber die Eiweißbildung findet viel schwieriger statt, als bei jener, welche geradezu enorme Mengen Eiweiß zu speichern fähig ist, während ihre Stärkekörner wohl infolge davon nur klein bleiben.

Wisselingh hätte sich auch sehr leicht dadurch überzeugen können, daß die mit Coffein in den Zellen erzeugten Proteosomen kein gerbsaures Coffein sind, indem er den mit Alkohol extrahierten und mit Coffein gefällten Gerbstoff ebenso weitergeprüft hätte, wie die Proteosomen selbst. Er hätte dann im Verhalten zu 20%igem Alkohol, sowie bei Behandlung mit verdünntem Ammoniak einen enormen Gegensatz konstatieren können. Er hätte daraus die Überzeugung gewinnen können, daß gerbsaures Coffein in den Proteosomen nur als Beimengung

enthalten sein kann. Selbst nach 4 Monaten in feuchtem Zustande der Luft ausgesetzt, bleibt das gerbsaure Coffein im warmen Wasser leicht löslich, während die Proteosomen schon einige Tage nach ihrer Bildung unter Vakuolisierung fest und unlöslich werden, d. h. koagulieren wie das Protoplasma beim Absterben.

Wenn man Proteosomen mit gewissen Farbstoffen behandelt, so verhalten sie sich im koagulierten Zustand verschieden vom labilen ursprünglichen Zustand. Nach Wisselingh's Auffassung müßte der Gerbstoff aber in beiden Fällen in gleicher Weise die Farbstoffe an sich ziehen, mit denen er Niederschläge zu geben fähig ist. Siehe hierüber auch die Versuche des einen von uns mit Methylgrün, Neutralrot und Methylenblau[1]). Bismarckbraun in 0,1 promille-Lösung wird in 1 Stunde intensiv von frischen Proteosomen gespeichert, während Gerbstoff selbst in konzentrierter Lösung mit diesem Farbstoff gar keine unlösliche Verbindung gibt. Umgelagerte Proteosomen färben sich, ceteris paribus, in gleicher Zeit nicht oder nur äußerst schwach mit Bismarckbraun. Schließlich dürfte wohl die Bitte nicht unberechtigt sein, daß Wisselingh die Proteosomen ebenso gründlich chemisch prüfen möchte, als wie wir es getan haben.

1) O. Loew, Flora, Bd. CIX, pag. 61. — Biochem. Zeitschr. Bd. LXXI, pag. 315.

2) Wie energisch Bismarckbraun durch Verbindung mit dem lebenden Protoplasma dasselbe abtötet, geht daraus hervor, daß der Zellkern von Spirogyra majuscula schon nach 2 Min. in einer 0,1 promille-Lösung von Bismarckbraun sich von der Linse zur Kugel kontrahiert.

Eingegangene Literatur.

Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, herausgeg. von F. Rosen, Bd. XIII, H. 2 (Enthält: O. Liehr, Ist die angenommene Verwandtschaft der Helobiae und Polycarpicae auch in ihrer Cytologie zu erkennen? Mit Tafel III—IV; Reinh. Lange, Beiträge zur biolog. Blütenanatomie. Mit Tafel VII—VIII; E. Theune, Beiträge zur Biologie einiger geokarper Pflanzen. Mit Tafel IX. Verlag von J. U. Kern (Max Müller), Breslau. Preis: 16 M.).

W. Junk, Bibliographiae botanicae supplementum. Berlin 1916.

E. Molisch, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Mit 129 Abbildungen im Texte. Jena 1916, Verlag von G. Fischer. Preis: 10 M.

Prantl-Pax, Lehrbuch der Botanik, 14. Aufl. Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig. Preis: geb. 8 M.

Schmeil, Lehrbuch der Botanik, 35. Aufl. Verlag von Quelle u. Meyer in Leipzig. Preis: geb. M. 6,60.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
STOJANOW, N., Über die vegetative Fortpflanzung der Ophrydineen. Mit 2 Tafeln und 5 Abbildungen im Text	1— 39
HEINRICHER, E., Rückgang der Panaschierung und ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses; nach Beobachtungen und Versuchen mit Tradescantia Fluminensis Vell var. albo-striata. Mit 2 Tafeln und 2 Abbildungen im Text . .	40— 54
SCHÜRHOFF, P. N., Kernverschmelzungen in der Sproßspitze von Asparagus officinalis. Mit Tafel V	55— 60
LOEW, OSCAR, Zur Analogie zwischen lebender Materie und Proteosomen	61— 66
Derselbe, Notiz über eine überraschende Kristallbildung in toten Zellen	67— 68
HERMANN, WILHELM, Die Blattbewegungen der Marantaceen und ihre Beziehung zur Transpiration. Mit 8 Abbildung. im Text	69— 96
HERZOG, TH., Über mehrzellige Sporen bei Laubmoosen	97— 99
LINSBAUER, K. (Graz), Beiträge zur Kenntnis der Spaltbewegungen .	100—143
NEESE, PAUL (Kiel), †, Zur Kenntnis der Struktur der Niederblätter und Hochblätter einiger Laubhölzer. Mit 11 Abbild. im Text	144—187
MERL, M., Scheitelzellsegmentierung und Blattstellung der Laubmoose. Mit 13 Abbildungen im Text	189—212
STERN, KURT, Beiträge zur Kenntnis der Nepenthaceen. Mit 36 Abbildungen im Text	213—282
KRAFT, ERICH, Experimentelle und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Caryophyllaceen-Blüten. Mit 155 Abbild. im Text	283—356
LOEW, O. und BOKORNY, TH., Nochmals: Aktives Eiweiß und Tannin in Pflanzenzellen	357—362

Heft I/III, pag. 1—187 erschien am 29. Mai 1916.

„ IV, „ 189—362 „ „ 18. Januar 1917.